

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmovýc chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Sdílení potravy u gibbonů (čeleď Hylobatidae)

Diplomová práce

Bc. Michaela Stošková

Zájmové chovy zvířat

Ing. Petra Bolechová, Ph.D.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci " Sdílení potravy u gibbonů (čeleď Hylobatidae)" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové 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 diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 14.4. 2023

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí práce Ing. Petře Bolechové, Ph.D., jejíž trpělivost, ochota a cenné rady mně provázely při psaní této práce. Také tak bych chtěla velmi poděkovat pracovníkům zoologických zahrad, kde probíhalo pozorování gibbonů, za jejich ochotu a pomoc při sledování gibbonů a odpovědi na mé dotazy. V neposlední řadě, bych ráda poděkovala své rodině a přátelům za vytrvalou podporu nejen u psaní diplomové práce, ale v průběhu celého studia.

Sdílení potravy u gibbonů (čeleď Hylobatidae)

Souhrn

Giboni jsou sociální primáti, kteří žijí v rodinných skupinách a sdílení potravy je důležitým aspektem jejich sociálního chování. Sdílení potravy je pozorováno a popsáno u mnoha druhů primátů včetně důvodů, proč ke sdílení dochází. A však u gibbonů, kteří převážně tvoří stabilní sociální skupiny a trvalé páry, nebyl tento jev doposud dostatečně popsán. Studie, které se této problematice věnují, jsou poměrně zastaralé a věnují pozornost hlavně sdílení potravy mezi rodiči a jejich potomky. Tato práce zkoumá sdílení potravy mezi gibony v rodinných skupinách, to je zda ke sdílení dochází mezi všemi členy skupiny nebo je přenos potravy omezen pouze na předání potravy ze strany rodičů jejich potomkům a dále zda hraje roli ve sdílení, energetická hodnota potravy.

Výsledky této studie ukázaly, že nutriční hodnota surovin nebo forma podávané potravy nehraje při sdílení roli. Naopak ukázaly, že atraktivita potravy v podobě barvy může mít na tuto interakci vliv. V rámci hypotézy zabývající se sociálními vztahy mezi gibony, analýza nepotvrdila statisticky významnou závislost vlivu pohlaví na sdílení potravy. Hypotéza, která měla otestovat, jestli dospělí samci budou ochotnější sdílet potravu častěji než dospělé samice, byla vyvrácena. V průběhu pozorování byl zaznamenán nejen přenos z rodičů na potomky, jak je o tom psáno v jiných studiích, ale také několik sdílení mezi dospělými jedinci.

Získané informace prokazují, že sdílení potravy je chování, které pomáhá posilovat sociální vazby a udržovat vztahy v rámci skupiny gibbonů. Pomocí dalších analýz by tyto informace mohly sloužit k zjištění vzájemných vztahů mezi jednotlivci ve skupině a tím i zlepšení welfare v chovu gibbonů v lidské péči.

Klíčová slova: Hylobatidae, potravní chování, sociální chování, nutriční složení potravy, rodičovská péče

Food sharing in gibbons (family Hylobatidae)

Summary

Gibbons are social primates that live in family groups and food-sharing is an important aspect of their social behaviour. Food-sharing is observed and described in many primate species, including the reasons for food-sharing. However, for gibbons, which mainly form stable social groups and permanent couples, this phenomenon has not yet been well-documented. Studies which investigate this topic are relatively outdated and mainly focus on the food-sharing between parents and their offspring.

This study examines food-sharing among gibbons in family groups, specifically whether sharing occurs between all members of the group or whether the sharing is limited only to food-sharing from parents to their offspring, and whether the energy value of food plays a role in sharing.

The results of this study showed that the nutritional value of the ingredients or the form of the food served did not play a role in sharing. However, the results show that the attractiveness of food in the form of colour can influence this interaction. Within the hypothesis focused on social relations between gibbons, the analysis did not find any statistically significant correlation between gender and food sharing. The hypothesis to test whether adult males would be more willing to share food more often than adult females was disproved. During the observation, not only was the sharing from parents to offspring recorded, as written also in other studies, but also several sharing among adult members was observed. The obtained information demonstrates that food-sharing is a behaviour that helps strengthen social bonds and maintain relationships within a group of gibbons. With the help of further analyses, this information could be used to determine the mutual relationships between individuals in the group and thereby improve the welfare in the captive breeding of gibbons.

Keywords: Hylobatidae, feeding behavior, social behavior, nutritional composition of food, parental care

Obsah

1 Úvod	8
2 Vědecká hypotéza a cíle práce	9
3 Literární rešerše	10
3.1 Giboni a potravní ekologie ve volné přírodě	10
3.1.1 Obecný přehled	10
3.1.2 Sociální chování u gibbonů	10
3.1.3 Taxonomie gibbonů	11
3.1.4 Výskyt gibbonů	14
3.1.5 Potravní chování gibbonů	15
3.1.6 Chov v lidské péči	17
3.2 Sdílení potravy	18
3.2.1 Důvody sdílení potravy	18
3.2.2 Preferovaná potrava	19
3.2.3 Sdílení potravy u primátů	20
3.2.3.1 Sdílení potravy u starosvětských primátů	21
3.2.3.2 Sdílení potravy u novosvětských primátů	21
3.2.4 Sdílení potravy u gibbonů	23
3.2.4.1 Sdílení potravy gibbonů s mláďaty	24
4 Metodika	27
4.1 Sledované skupiny	27
4.1.1 ZOO Hodonín	27
4.1.2 ZOO Liberec	28
4.1.3 ZOO Olomouc	28
4.1.4 ZOO Ostrava	28
4.2 Sběr dat	29
4.3 Statistická analýza	29
5 Výsledky	30
5.1 Souhrn zaznamenaných výsledků	30
5.2 Vliv potravy na interakce při krmení	31
5.2.1 Vliv energetické hodnoty potravy na její sdílení	31
5.2.2 Závislost na barvě	33
5.2.3 Závislost na formě podávané potravy	34
5.3 Závislost sdílení potravy na pohlaví	35
5.4 Zaznamenané interakce v jednotlivých zoologických zahradách	36
5.4.1 Zoologická zahrada Hodonín	36
5.4.2 Zoologická zahrada Liberec	36

5.4.3	Zoologická zahrada Olomouc	37
5.4.4	Zoologická zahrada Olomouc	37
5.4.5	Zoologická zahrada Ostrava	38
6	Diskuze	39
6.1	Vliv potravy na interakce při sdílení	39
6.2	Závislost sdílení potravy na pohlaví	40
7	Závěr	42
8	Literatura.....	43

1 Úvod

Sdílení potravy je definováno jako přesun obhajitelné potravy z jedince motivovaného k potravě na jiného, s výjimkou krádeže. V momentě, kdy se potrava přenáší mezi členy skupiny, může tento incident odhalit povahu individuálních vztahů mezi jejími členy anebo přispět k vytvoření těchto vztahů (Schessler & Nash 1977). Vývoj sdílení potravy, kdy se jeden jedinec vzdává kontroly nad potravou ve prospěch jiného, je stále málo pochopen, protože zapojením se do takových zdánlivě altruistických činů vznikají jednotlivcům náklady, které mohou časem jedince zvýhodnit v rámci přírodního výběru, (Jaeggi & Van Schaik 2011) Existuje mnoho hypotéz, proč dochází ke sdílení potravy mezi primáty. Nejčastěji zmiňovaným důvodem přesunu potravy mezi jedinci je skutečnost, že majitel sdílí potravu s žebrajícím jedincem, aby se vyhnul konfrontaci, která by mohla z případného nesdílení vyvstat. Další hypotéza říká, že zvířata mohou sdílet potravu, aby dosáhla okamžitých nebo opožděných přínosů pro fitness (Feistner & Price 2000). U monogamních druhů se o sdílení potravy mluví v souvislosti, že samci můžou těžit ze sdílení se svými družkami, pokud se tím zkrátí mezipородní intervaly, a tím se zvýší šance na zplození dalšího potomka.

Sdílení potravy je pozorováno a popsáno u mnoha druhů primátů jako jsou orangutani (van Noordwijk & van Schaik 2009), šimpanzi (Fruth & Hohmann 2002), tamarini (Feistner & Price 2000) a další, včetně důvodů, proč ke sdílení dochází. A však u gibbonů, kteří převážně tvoří stálé sociální skupiny a trvalé páry nebyl tento jev doposud moc popsán. Studie, které se této problematice věnují, jsou poměrně zastaralé a soustředí pozornost hlavně sdílení potravy mezi rodiči a jejich potomky (Yi et al. 2020), kde byl přesun potravy vysvětlen jako výsledek příbuzenské selekce.

Interakce spojené s potravou mohou být ovlivněny jednotlivými druhy potravy. Giboni lar mají ve své přirozené potravě vysoký podíl ovoce bohatého na sacharidy a jasně preferují zralé ovoce, které má obvykle nejvyšší obsah rozpustných sacharidů (Chivers et al. 1984). V souladu s tím může být celkový obsah sacharidů v potravě důležitým determinantem výběru potravy pro daný druh. Podle Jildmalm et al. (2008) giboni dávají přednost potravě s vysokým obsahem glukózy a fruktózy a významně neupřednostňují potravu s vysokým obsahem jiných zdrojů energie, jako jsou lipidy a proteiny.

Práce od Jildmalm et al. (2008) zkoumá sídlení potravy mezi gibony v rodinných skupinách. Jestli ke sdílení dochází mezi všemi členy skupiny nebo jestli je přenos potravy omezen pouze na předání potravy ze strany rodičů na jejich potomky. A zdali hraje roli ve sdílení energetická hodnota potravy.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem práce je zjištění, za jakým účelem dochází ke sdílení potravy v rodinné skupině gibbonů (hylobatidae) a zdali hraje atraktivita potravy nebo sociální aspekt roli při sdílení potravy.

Hypotézy

Nutriční hypotézy

H1: Energičtější potrava bude sdílena častěji.

Sociální hypotézy

H1: Ochota sdílení potravy bude vyšší u dospělého samce než u dospělé samice.

3 Literární rešerše

3.1 Giboni a potravní ekologie ve volné přírodě

3.1.1 Obecný přehled

Giboni jsou nejmenší, nejrozmanitější a početně nejrozšířenější žijící lidoopi. Tito menší primáti jsou anatomicky nejprimitivnější ze žijících lidoopů a zachovávají si mnoho opičích rysů, ale v některých aspektech, jako jsou proporce končetin, jsou ze živých hominoidů nejspecializovanější. Početné druhy gibbonů jsou v morfologii relativně jednotné. Všechny druhy jsou poměrně malé (5–11 kg). Giboni vynikají mezi ostatními žijícími primáty proporcemi svých končetin. Giboni mají nejdelší přední končetiny v poměru k velikosti těla ze všech žijících primátů a disponují také velmi dlouhými nohama s protáhlými, zakřivenými, štíhlými prsty na ruce a nohou, stejně jako dlouhými svalnatými pysky a halluxy. Giboni jsou jediní lidoopi, kteří mají trvale ischiální mozoly. Samice vykazují malé sexuální otoky, které mění tvar a barvu během estrálního cyklu (Fleagle 2013). Giboni se vyznačují několika vzájemně souvisejícími rysy, včetně dlouhých paží pro brachiaci, frugivorií, párovým životem a teritorialitou (Brockelman 2009). Všichni giboni jsou velice teritoriální a brání své teritorium každodenním zpěvem a občasnými mezi skupinovými konflikty (Fleagle 2013). Téměř všechny druhy gibbonů jsou ohrožené a v této čeledi se nacházejí některé světově nejkritičtěji ohrožené druhy primátů (Bartlett & Light 2017).

3.1.2 Sociální chování u gibbonů

Primáti, kromě člověka, jsou mezi savci dobře známí tím, že mají vysoce sociální povahu a rozvíjejí individualizované, dlouhodobé, intimní sociální vztahy (Zuberbühler & Byrne 2006). Většina gibbonů žije v malých skupinách složených z jednoho samce, jedné samice a až čtyř potomků závislých na rodičovské péči (Clarke et al. 2015). Některé skupiny se však mohou skládat z více jedinců stejného pohlaví. Větší skupiny jsou zvláště běžné v některých populacích siamangů na Sumatře. Zatímco kdysi byli giboni považováni za striktně monogamní, longitudinální studie zkoumající sociální a sexuální chování gibbonů odhalily flexibilní vzorce seskupování a oportunistické páření. Zdá se, že dospělí giboni jsou sériově párově spojeni, ale dyadické vztahy se mohou změnit, když dospělý jedinec buď opustí skupinu, nebo je nahrazen konspicivním jedincem stejného pohlaví (Brockelman et al. 1998). Stabilní více samičí skupiny byly zdokumentovány u několika druhů gibbonů *Nomascus*, zatímco více samčí skupiny jsou známy u larů a siamangů. Giboni nejčastěji kopulují se svými stálými partnery, přesto jsou nyní i záznamy o mimopárové kopulaci (Barelli et al. 2013). Giboni jsou známí svými komplexními vokálními duety, o kterých se předpokládá, že posilují párové pouto a brání území proti sousedním skupinám. Kromě vokálního duetu jsou sociální interakce v rámci skupiny gibbonů obvykle omezené a sestávají především z příležitostných groomingů (Fleagle 2013).

Giboni rodí jednotlivě každé čtyři nebo pět let se značnými individuálními rozdíly v reprodukčním úspěchu samic. Samci siamanga nosí své potomky během druhého roku života. U jiných druhů nejsou samčí investice tak rozsáhlé. Mladí giboni stráví až 10 let ve své rodinné

skupině, než odejdou, obvykle po netolerování rodičem stejného pohlaví. Existují určité důkazy, že giboni mají na svou velikost vysokou dlouhověkost (Fleagle 2013).

Pomocné chování, definované jako péče o potomstvo jinými jedinci než jejich rodiči, se je poměrně běžné u monogamních savců. I když všechny druhy gibonů obvykle žijí v monogamních rodinných skupinách, pomocného chování se vyskytuje velmi zřídka (obvykle ve formě nošení mladších sourozenců) (Geissmann 1991).

3.1.3 Taxonomie gibonů

Řád: primáti (*Primates* Linnaeus, 1758)

Podřád: Haplorrhini Pocock, 1918

Infrařád: opice (*Simiiformes* Haeckel, 1866)

Oddělení: úzkonosí (*Catarrhini* É. Geoffroy, 1812)

Nadčeleď: hominoidi (*Hominoidea* Gray, 1825)

Čeleď: gibonovití (*Hylobatidae* Gray, 1870)

Rod: gibon (*Hoolock* Haimoff et al., 1984)

Hoolock leuconedys Groves, 1967

gibon hulok (*Hoolock hoolock* Harlan, 1834)

Hoolock (*Hoolock tianxing* Fan et al., 2016)

Rod: gibon (*Hylobates* Illiger, 1811)

gibon lar (*Hylobates lar* Linnaeus, 1771)

gibon bělobradý (*Hylobates albibarbis* Lyon, 1911)

gibon kápový (*Hylobates pileatus* Gray, 1861)

gibon malý (*Hylobates klossii* Miller, 1903)

gibon stříbrný (*Hylobates moloch* Audebert, 1797)

gibon tmavoruký (*Hylobates agilis* F. Cuvier, 1821)

gibon Müllerův (*Hylobates muelleri* Martin, 1841)

Hylobates muelleri abbotti Kloss, 1929

Hylobates muelleri funereus I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1850

Rod: gibon (*Nomascus* Miller, 1933)

Nomascus annamensis Van Ngoc Thinh, Alan R. Mootnick, Vu Ngoc Thanh, Tilo Nadler, Christian Roos, 2010

gibon bělolící (*Nomascus leucogenys* Ogilby, 1840)

gibon černý (*Nomascus concolor* Harlan, 1826)

gibon žlutolící (*Nomascus gabriellae* Thomas, 1909)

gibon hainanský (*Nomascus hainanus* Thomas, 1892)

gibon černochocholátý (*Nomascus nasutus* Kunckel d'Hercule, 1884)

Nomascus siki Delacour, 1951

Rod: siamang (*Symphalangus* Gloger, 1841)

siamang (*Symphalangus syndactylus* Raffles, 1821)

Giboni jsou sesterskou čeledí velkých lidoopů. Obě tyto čeledi jsou součástí nadčeledi homonoidi. Giboni jsou dále rozděleni do čtyř morfologicky a karyologicky odlišných rodů a to rodů hulok, *Nomascus*, siamanga a *Hylobates* v rámci kterých je rozlišováno až 20 druhů distribuovaných různě po pevnině a souostroví jihovýchodní Asie (Mootnick 2006). Rod *Hylobates* má 44 chromozomů, rod *Hoolock* má 38 chromozomů, rod *Nomascus* má 52 chromozomů a rod *Symphalangus* má 50 chromozomů (Brandon-Jones et al. 2004).

Rod *Hoolock*

Jsou to středně velcí giboni o hmotnosti mezi 6 a 7 kg a vyskytuje se u nich pohlavní dichromatismus (Fleagle 2013). Dospělí samci mají načernalé chlupy s hustým bílým obočím a tenký chomáč chlupů na bradě. Srst dospělých samic má různé odstíny žlutohnědé, hnědé až měděné s různými odstíny hnědých schlupů po stranách obličeje, krku, hrudníku a vnitřní strany stehen (Obrázek 1). Srst mláďat je šedobílá s žlutým nádechem (Mootnick 2006). Giboni *Hoolock* procházejí rychlou změnou barvy na převážně černou s bílým obočím a stopou obličejového prstenu. Přibližně ve věku 1,5 roku ztrácejí většinu prošedivělých chlupů v celé srsti. V pubertě má srst samice většinou světlou barvu, zatímco samci zůstávají černí po celý dospělý život. Dospělí a juvenilní giboni *Hoolock* jsou jedinými druhy gibbonů, kteří během své vokalizace vydávají hrdelní vrčení (Mootnick & Groves 2005). Většina úradů uznává dva druhy: *Hoolock hoolock* na západě a *Hoolock leuconedys* na východě (Fleagle 2013).

Rod *Hylobates*

Běžně nazývaný lar giboni, jsou primáti malé až střední velikosti. Různé druhy mají charakteristické zbarvení, ale u žádného se neobjevuje sexuální dichromatismus (Obrázek 2). Některé druhy však mohou vykazovat barevné odchylky v rámci populací. Existuje nejméně sedm alopatrických druhů s výraznými vokalizacemi, ale mezi mnoha druhy existují hybridní zóny (Fleagle 2013).

Rod *Nomascus*

Giboni chocholatí, jsou středně velcí giboni, kteří se vyznačují kratší hustou srstí ve srovnání s ostatními rody gibbonů. Vyskytuje se u nich sexuální dichromatismus. Dospělí samci a mláďata samčího i samičího pohlaví mají načernalou srst. Dospělé samice jsou žlutohnědé, zlaté až šedohnědé (Obrázek 3). Dospělé samice mají na hlavě černou skvrnu nebo pruh různých velikostí a mohou mít slabý bílý kroužek na obličeji. Vnější genitálie obou pohlaví vypadají podobně, což způsobuje zmatek při identifikaci pohlaví, když mladé samice mají stále černou srst. Mláďata jsou při narození světlá, ale jejich postupná změna na černou fázi začíná přibližně v šesti měsících věku, počínaje prsty na ruce, nohou a obličejovým kroužkem. Změna barvy na černou může být dokončena již ve věku 1,5 roků. Samice přecházejí zpět do fáze světlé barvy blízko věku pohlavní dospělosti, ale samci zůstávají černí. S výjimkou gibbona zlatolícího mají samci malý krční vak (Mootnick 2006).

Giboni chocholatí, patří do nejvzácnějšího rodu z čeledi Hylobatidae, přičemž gibbon hainanský je nejvzácnějším primátem na světě. Kromě toho je rod *Nomascus* díky své vzácnosti a drsnému terénu, který tvoří jejich původní stanoviště, jedním z nejméně prozkoumaných Hylobatidae (Rowe 1996).

Rod *Symphalangus*

Siamangové jsou největší giboni s tělesnou hmotností přes 10 kg. Jsou podsadití a černí primáti, s velkým nafukovacím krčním vakem, dlouhou srstí v horní části těla a širokým hrudníkem (Obrázek 4). Jak dospívají, můžou se u nich chlupy kolem brady a obočí zbarvit do krémového odstínu (Geissmann 1991). Samci Siamangů mají tendenci nabízet více otcovské péče než ostatní členové čeledi Hylobatidae, přičemž hrají hlavní roli při nošení mláďete (Rowe 1996).



Obrázek 1

(<https://pixabay.com/cs/photo>)



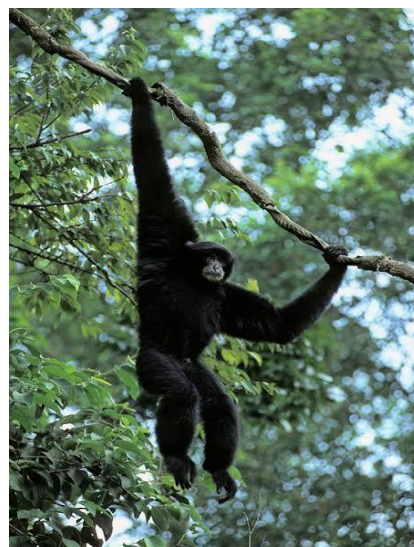
Obrázek 2

(<https://eol.org/pages/326454>)



Obrázek 3

(<https://www.imago-images.de>)



Obrázek 4

(<https://www.alamy.com>)

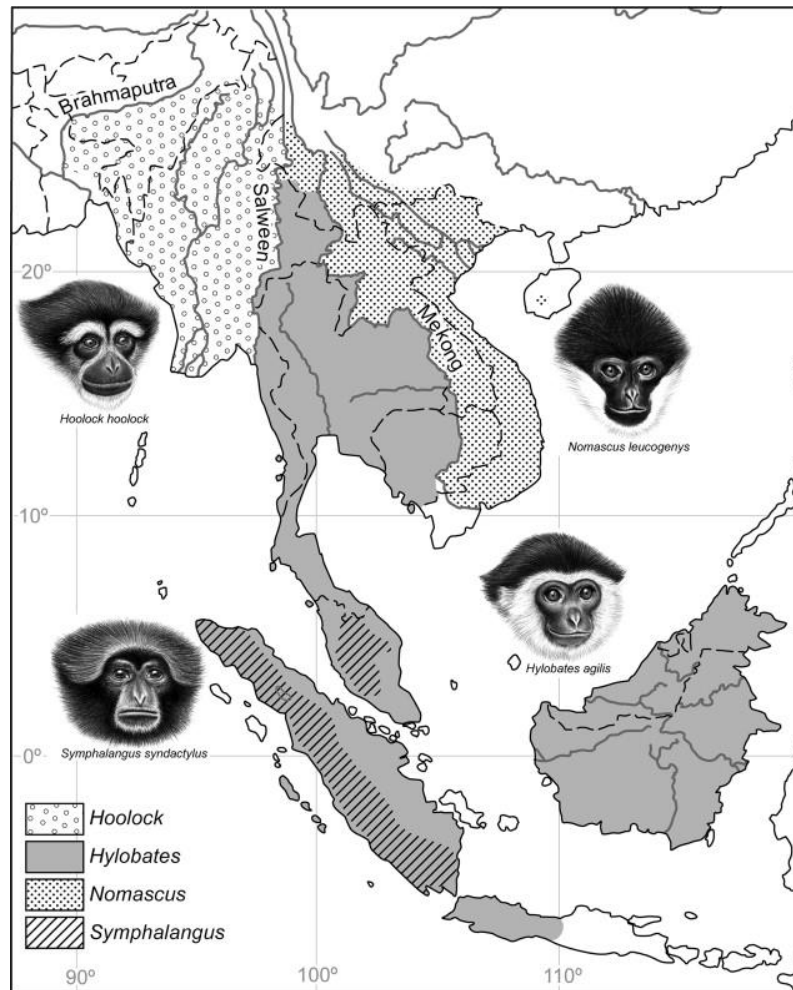
Obrázky 1 – 4 - Znárodnují jednotlivé rody gibbonů čeledi Hylobatidae. Obrázek 1- rod *Hoolock*,
Obrázek 2 - rod *Hylobates*, Obrázek 3 - rod *Nomascus* a obrázek 4 - rod *Symphalangus*

3.1.4 Výskyt gibbonů

Giboni, čeled' Hylobatidae, jsou malí stromoví lidoopi, obývající tropické a poloopadavé lesy jihovýchodní Asie a malou část jižní a východní Asie. Vyskytují se v severovýchodní Indii, východním Bangladéši a přes jižní Čínu, Laos, Vietnam, Kambodžu, Thajsko, Malajský poloostrov, Sumatru až po Jávu a Borneo (Obrázek 5) (Mootnick 2006).

Rod *Hylobates* má největší geografický rozsah, začíná již na jihu například na Borneu a Jávě a rozšiřuje se na sever do Myanmaru (Barmy). Rod *Hoolock* je nejzápadnější rod s roztráštěným rozšířením od východních částí Indie, Bangladéše, přes velkou část Myanmaru až po části provincie Yunnan v Číně, s východní hranicí u řeky Selween (Fleagle 2013). Rod *Nomascus* se nachází v jižní Číně, Vietnamu, Laosu a částech Kambodže. Rod *Symphalangus* se vyskytuje pouze v Malajsii a na indonéském ostrově Sumatra. Všechny rody jsou alopatrické s výjimkou dvou oblastí, kde se siamang vyskytuje sympatricky s gibbonem lar nebo gibbonem tmavorukým (Bartlett & Light 2017).

Giboni jsou striktně stromoví primáti, kteří se obvykle vyskytují primárně v stálezelených lesích. Všechny druhy gibbonů upřednostňují spíše vlhké primární lesy než sekundární nebo říční lesy. Siamangové se vyskytují ve vyšších nadmořských výškách a častěji v horských oblastech než sympatričtí giboni lar (Fleagle 2013). Velikost domovského areálu se u různých druhů a populací gibbonů dramaticky liší, přičemž zaznamenané domovské areály nejsou menší než 10 a větší než 120 hektarů. Giboni se pohybují téměř výhradně dvouramenným brachiačním pohybem a pomalejším šplháním. Větší siamangové se pohybují hlavně pomalým, kyvadlovým natahováním paží přes paži, zatímco menší druhy gibbonů používají rychlejší odrazy, při kterých se vrhají z jednoho stromu na druhý přes mezery, které tvoří 10 m nebo více (Fleagle 2013).



Obrázek 5 - Geografické rozšíření a obličejové charakteristiky existujících rodů gibbonů (Fleagle 2013).

3.1.5 Potravní chování gibbonů

Tropické lesy jsou známé sezónní nepravidelností v dostupnosti potravy. Primáti shánějící potravu jsou nuceni se rozhodovat o tom, jaké zdroje využijí, aby si zajistili dostatečný přísun potravy a udrželi si dobrou tělesnou kondici pro přežití, reprodukci a obhájení teritoria. V důsledku toho mnoho lesních primátů projevuje různé chování při příjmu potravy, aby se přizpůsobili množství konkrétních potravních zdrojů. K četné sociální aktivitě dochází ve volné přírodě v době zvýšeného množství zralých plodů (Kim et al. 2012).

Giboni jsou jedním z hlavních frugivorů obývajících lesy jihovýchodní Asie, kteří si svou potravu doplňují květy, mladými listy a občas i hmyzem. Jejich hlavním zdrojem potravy je zralé ovoce (Gittins & Raemaekers 1980), které tvoří 50–71 % potravy většiny druhů gibbonů (Ahsan 1994). V případě, že se ovoce vyskytuje hojně, tvoří tato složka až 90 % potravy, která je doplněná mladými listy. V místech nebo časech s menší dostupností ovoce, nebo v případech kdy hrozí mezidruhová konkurence o zdroje potravy, mění giboni výběr potravy, a listy se proto stávají primárním typem potravy. Obecně v potravě převládá ovoce v období dešťů a listy v období sucha s menší spotřebou květů a jiných částí rostlin (pupeny, výhonky, řapíky a kořeny (Bach et al. 2017).

Květy a poupata jsou také pravděpodobně důležitou potravou pro gibony, protože v určitých oblastech (McConkey et al. 2003) představují důležitý zdroj proteinů a sacharidů. Řapíky a kořeny rostliny *Epipremnum giganteum* a výhonky rostliny *Bambusa blumeana* (Roemer & Schultes 1830) giboni žerou převážně na konci období sucha a deště, kdy jsou ostatní potrava a zásoby vody vzácné (březen–duben a září–listopad).

Fíky tvoří u gibonů 40,8 % z celkového množství zkonsumovaného ovoce. Nejčastěji konzumovanými rostlinnými druhy jsou *Ficus kurzii*, *Garcinia oliveri*, *Lagerstroemia ovalifolia*, *Calamus flagellum*. Fíky jsou důležitým zdrojem potravy pravděpodobně kvůli jejich relativně velkému množství i během období nízké dostupnosti jiných plodů a ukazuje se, že hustota výskytu gibonů závisí také na dostupnosti fíkovníků v dané oblasti (Bach et al. 2017).

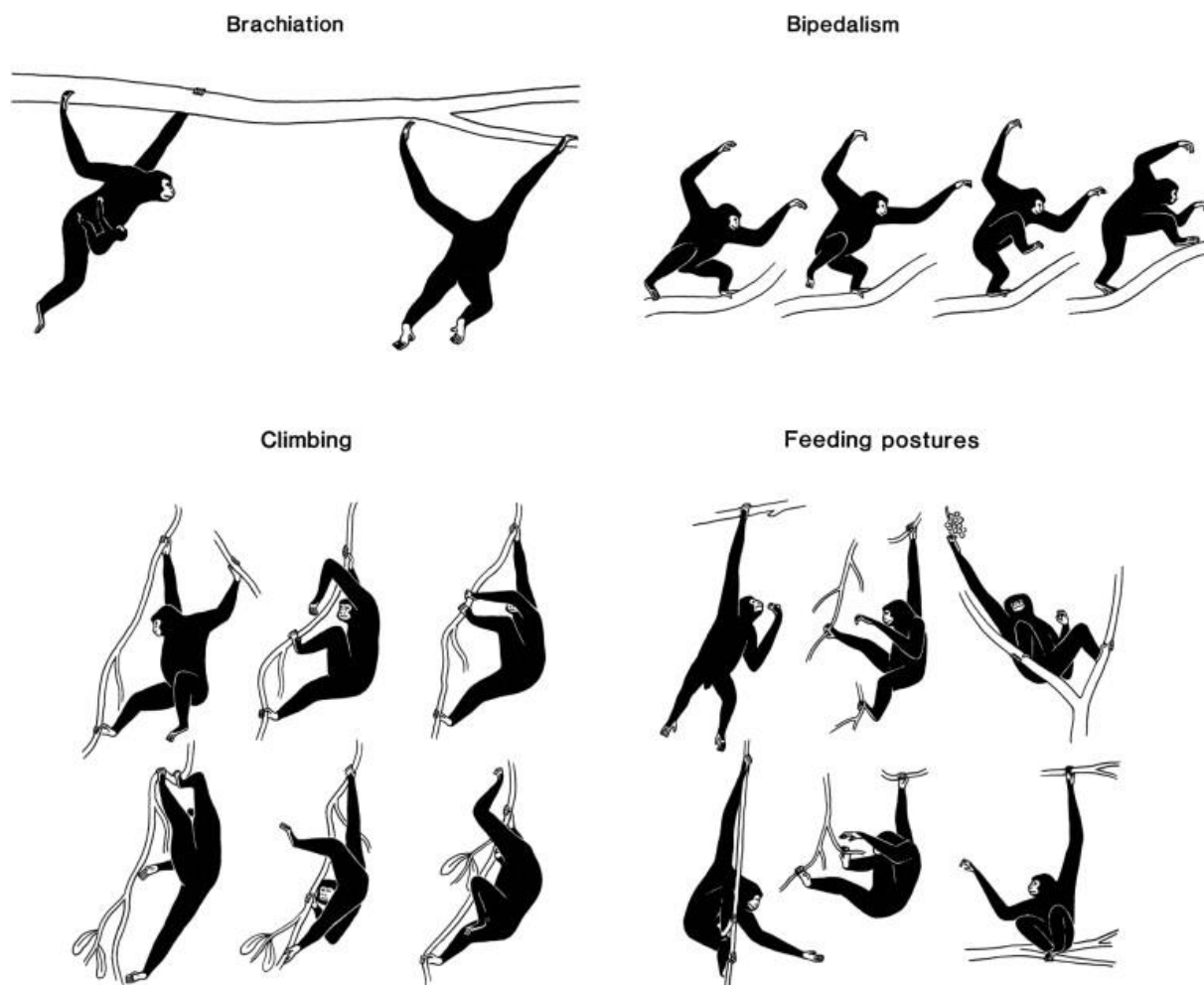
U gibonů zlatolících, stejně jako ostatních gibonů rodu *Nomascus* jako jsou giboni černochocholátí, giboni černí a giboni bělolící, je zpozorováno, že občas jejich potravu tvoří hmyz a ptačí vejce, ale na rozdíl od některých druhů *Hylobates* a gibonů černých, není zpozorováno, že by se živili i jinými obratlovci. U gibonů černých jsou zjištěny velké měsíční rozdíly v proporcích a rozmanitosti potravy, což naznačuje, že tento taxon může přizpůsobit své potravní chování sezónním povětrnostním podmínkám (Bartlett & Light 2017).

Na Sumatře si giboni vybírají ovoce různých velikostí, které má měkkou slupku a masité oplodí (Brockelman 2009). Ideální jsou pro gibony velké žluté plody se šťavnatou měkkou dužinou. V optimálním případě giboni preferují ovoce bez semen, např. *Parartocarpus bracteatus*. Barva je u primátů nejčastějším determinantem výběru plodů.

U gibonů je barva druhou nejdůležitější proměnnou určující výběr potravy, když je ovoce dostatek. Giboni silně preferují žlutooranžové plody a méně věnují pozornost plodům červeným a černé plody nežerou vůbec. Zelené plody požírají podle jejich množství. Elder (2009) také zjistil, že giboni siamang a lar dávají přednost oranžovému a žlutému ovoci (35 % potravy) a Gautier-Hion et al. (1985) zjistil, že primáti vybírají jasně zbarvené ovoce a odmítají matné. Barva může signalizovat relativní dostupnost živin v ovoci. Velikost plodů hraje důležitou roli v případě, když je ovoce v pralese málo. Velké ovoce, např. *Willughbeiaspp.*, indikuje větší kalorický zisk (Grether et al. 1992) a giboni zkonsumují větší objem velkých plodů rychleji než malých plodů za předpokladu, že je úroda dostatečně velká (Elder 2009).

Giboni zlatolící žerou více ovoce (včetně fíků) v časných ranních hodinách dne, přičemž jejich množství se v průběhu dne snižuje. Tento denní vzorec je v souladu s nálezy od jiných druhů gibonů, včetně druhů *Hoolock*, *Symphalangus* a *Hylobates* (Bartlett & Light 2017). To, že jsou giboni převážně frugivorní během časných ranních hodin dne, může umožnit provádění energeticky nákladných činností ráno a v poledne, protože cukry v ovoci jsou bohatým zdrojem energie, která se snadno a rychle vstřebává. Naproti tomu květy a jiné části rostlin giboni obvykle žerou později a jejich množství přibývá v pozdním odpoledni, zatímco listy, hmyz a ptačí vejce mají tendenci žrát kolem poledne. Konzumace potravin bohatých na proteiny a vlákninu v pozdním odpoledni poskytuje čas na jejich trávení přes noc (Robbins et al. 1991).

Giboni se pohybují a krmí hlavně ve středních a horních úrovních koruny a prakticky nikdy neklesají na zem. Během krmení používají všichni giboni při pohybu mezi malými koncovými větvemi promyšlenější šplhání. Používají širokou škálu krmení vsedě i v závěsu (Obrázek 6) (Fleagle 2013).



Obrázek 6 - Pohybové chování a pozice při potravě siamanga (Fleagle 2013).

3.1.6 Chov v lidské péči

Krmivo pro gibony chované v lidské péči musí poskytovat rozmanitost chuti, barvy, velikosti a nutričních hodnot potravy. Nabízené krmivo musí splňovat nutriční požadavky daného druhu stanovené přírodní potravou ve volné přírodě. Komerční opičí dieta musí být doplněna čerstvými položkami, což je ovoce nebo syrová zelenina (Mootnick 1997).

Příprava a krmení musí být naplánováno tak, aby byly uspokojeny nutriční požadavky všech členů skupiny včetně kojících samic a mláďat ve vývinu, např. kojenců. „Primáti musejí být krmeni doplňkovým krmivem v malých porcích alespoň dvakrát denně. Potrava podávaná gibbonům musí být podávána tak, aby se prodloužil interval krmení a hledání potravy. Stromoví primáti musí být krmeni alespoň 1,5 metru nad zemí, aby se přizpůsobili přirozenému chování a snížili fekální kontaminaci potravy“ (Miller 2010).

Čerstvá čistá voda musí být neustále k dispozici. „Potrava a pití musí být zvířatům poskytovány způsobem, který bere v úvahu biologii druhu a zajišťuje, že každé zvíře chované ve výběhu k nim má odpovídající přístup“ (Miller 2010). Ačkoli se giboni v lidské péči snadno přizpůsobí potravě v podobě ovoce a zeleniny vyvážené živočišnými bílkovinami (Chivers & Raemaekers 1980), potrava v zoo by neměla poskytovat pouze základní živiny, ale měla by také odrážet přírodní potravu a případně zlepšit přirozený způsob krmení (Miller 2010).

Toho by bylo možné dosáhnout krmením a poskytováním potravy, která napodobuje jejich potravu ve volné přírodě. Obecně je gibbonům v lidské péči nabízeno nižší denní množství krmiva (přibližně 300 až 800 g), než je odhadovaný příjem potravy ve volné přírodě (přibližně 800 g) (Chivers & Raemaekers 1980). To s největší pravděpodobností přímo souvisí s nižší úrovní aktivity gibbonů v lidské péči (Miller 2010).

3.2 Sdílení potravy

Sdílení potravy je definováno jako převod obhajitelné potravy z jedince motivovaného k potravě na jiného, s výjimkou krádeže. Krádež je popsána jako chování, které se vyskytuje zjevně proti vůli vlastníka potravy, který může projevit odpor k tomu, aby mu byla potrava odebrána. Avšak mohou nastat i okolnosti, kdy se neprojeví odpor, například když si vlastník není vědom hrozící krádeže. Rezistence může také chybět, pokud je mezi těmito dvěma jedinci výrazný rozdíl ve velikosti nebo postavení. V případě, kdy dominantní zvíře vezme potravu od více podřízeného (a ten neprojeví odpor), sdílení nelze odlišit od krádeže, pokud není vidět buď nabídka, nebo pokud dominantní jedinec neucíní usmíření či žádost. V opačném případě, kdy podřízený přijímá potravu od dominantnějšího jedince, aniž by se setkal s odporem, je implicitní vůle a lze říci, že potrava byla sdílena. Pokud lze potravu ubránit a pokud ji vlastník může udržet před ostatními, může být následný přesun potravy nazván sdílením (Schessler & Nash 1977).

Mezi primáty je konzumace potravy obvykle individuální záležitostí. V momentě, kdy se potrava přenáší mezi členy skupiny, může tento incident odhalit povahu individuálních vztahů mezi jejími členy anebo přispět k vytvoření těchto vztahů (Schessler & Nash 1977).

Analýza chování v rámci sdílení potravy a vztahů mezi členy skupiny gibbonů může pomoci při určování funkcí a motivací, které jsou základem pro sdílení potravy v sociálním rámci rodiny gibbonů (Schessler & Nash 1977).

3.2.1 Důvody sdílení potravy

Vývoj bezkonfliktního předávání potravy (sdílení potravy), kdy se jeden jedinec vzdává kontroly nad potravou ve prospěch jiného, je stále málo pochopen, protože zapojením se do takových zdánlivě altruistických činů vznikají jednotlivcům náklady, které se nějakým způsobem vrátí, aby byly zvýhodněny přírodním výběrem (Jaeggi & Van Schaik 2011).

Většinu interakcí spojených s potravou mezi dospělými primáty lze pravděpodobně předpovědět na základě dominance mezi jedinci. Jedinci s vyšším postavením odebírají potravu od členů skupiny s postavením nižším, nebo je vytlačují z míst krmení. Pro jedince s nižším postavením by vzdání se potravy mohlo být méně energicky nákladnou strategií z hlediska času než její bránění (Wrangham 1975; Blurton Jones 1987).

Zvířata mohou sdílet potravu, aby dosáhla okamžitých nebo opožděných přínosů pro fitness (Feistner & Price 2000). Tím, že samec nesdílí potravu, riskuje, že rozruší a možná ztratí svou partnerku nebo dlouhodobého sociálního partnera, což by mohlo snížit jeho šance na páření, a tím v konečném důsledku i jeho reprodukční úspěch. Tyto sociální náklady se ve skutečnosti projevily u orangutanů, kde samci sdílejí snadno obhajitelnou potravu se samicemi, protože samice mohou párové spojení ukončit (van Noordwijk & van Schaik

2009). I když jsou tato zjištění v souladu s hypotézou, že potrava je vyměňována za sociální služby, zůstává zde možnost, že přenos potravy je pravděpodobnější v rámci afiliačních vztahů nebo mezi úzkou skupinou jedinců (Jaeggi & Van Schaik 2011).

U monogamních druhů mohou samci těžit ze sdílení se svými družkami, pokud se tím zkrátí meziprodní intervaly a tím se zvýší šance na zplození dalšího potomka. Při absenci takových výhod je pro samce výhodnější si potravu ponechat a nedělit se o ni (Jaeggi & Van Schaik 2011). Přenos potravy také umožňuje mláďatům získat potřebné informace o potravní preferenci prostřednictvím rodičovského přenosu potravy, zvláště když ještě nezačala samostatně shánět pevnou potravu (Feistner & Price 2000).

Nejčastějším důvodem sdílení potravy mezi jedinci je skutečnost, že majitel sdílí potravu s žebrajícím jedincem, aby se vyhnul konfrontaci, která by mohla z případného nesdílení nastat. Wrangham (1975) popsal, že energetické náklady na příležitostnou obranu potravy mohou donutit majitele „platit“ škemrajícím jedincům částí potravy, aby se vyhnuli obtěžování. Později Blurton Jones (1984) navrhl model sdílení „tolerované krádeže“. Držitel by se měl dělit o potravu, aby se vyhnul nákladům spojeným s jejím bráněním, protože zbylé potravy si majitel váží méně než hladový jedinec. Popsal, že obtěžování je výhodné pouze tehdy, když si majitel nemůže potravu zcela ubránit.

3.2.2 Preferovaná potrava

Podobně jako makakové vepří (*Macaca nemestrina*, Linnaeus, 1766) i giboni lar mají ve své přirozené potravě vysoký podíl ovoce bohatého na sacharidy a jasně preferují zralé ovoce, které má obvykle nejvyšší obsah rozpustných sacharidů (Chivers et al. 1984). V souladu s tím může být celkový obsah sacharidů v potravě důležitým determinantem výběru potravy pro daný druh. Giboni lar navíc uspokojují svou potřebu vody především konzumací dužnatých plodů a nezralých listů. Výjimečně pijí z otevřených vodních zdrojů, což naznačuje, že obsah vody může být také důležitým faktorem určujícím jejich preference potravy (Raemaekers 1978).

V rámci sdílení potravy se nejčastěji sdílí měkká potrava (např. banány, chléb a drny ječmenné trávy). Jsou vhodnější pro přenos po kouskách, protože se snadno lámou na rozdíl od tvrdší potravy, jako jsou jablka a celer. U větší potravy (např. trsy celeru a ječmene) může dojít ke kompromisu vlastnictví (Jildmalm et al. 2008).

Ve studii od Jildmalm et al. (2008) giboni jednoznačně preferují potravu s vysokým obsahem glukózy a fruktózy, ale významně neupřednostňují potravu s vysokým obsahem jiných zdrojů energie, jako jsou lipidy a proteiny. Ve volné přírodě se u gibonů lar (Raemaekers 1978) mění množství i druh zkonsumované potravy v závislosti na denní době.

Listy obsahují 5krát vyšší množství proteinů, než se běžně vyskytuje v ovoci, a proto představují jejich vynikající zdroj (Waterman 1984). Hmyz je rovněž dobrým zdrojem vysoce kvalitních proteinů a může také dodávat vysoké množství lipidů (Ramos-Elorduy et al. 1997). Terénní studie ukázaly, že giboni lar často zahrnují oba zdroje proteinů do své potravy.

Výsledky od Jildmalm et al. (2008) ukázaly, že potravní preference gibonů významně nekorelují s obsahem vody. Vzhledem k tomu, že giboni lar nahrazují svou potřebu vody především konzumací dužnatých plodů a nezralých listů a jen výjimečně pijí z otevřených vodních zdrojů (Raemaekers 1978), dala se očekávat pozitivní korelace. Rostlinná potrava

s vysokým obsahem vody však má typicky nízký obsah sacharidů i obsah jiných forem metabolické energie, jako jsou proteiny nebo lipidy. Okurka a rajče byly dva z nejméně preferovaných druhů potravy ve studii Jildmalmana et al. (2008), jelikož mají nejvyšší obsah vody, ale nejnižší obsah sacharidů ze všech testovaných komodit. Giboni lar tak mohou vyměnit obsah vody za celkový obsah sacharidů v potenciálních potravních zdrojích (Jildmalm et al. 2008).

3.2.3 Sdílení potravy u primátů

V rámci potravního chování můžeme u primátů vidět dvě různé kompetice. Kompetice o potravu probíhá jak v rámci skupin, tak mezi nimi a na každé úrovni může docházet jak k agonistickým interakcím, tak ke kompetici (Van Schaik & Janson 1988). Tak zvaná „Scramble“ kompetice (také nazývána vykořisťovací) vzniká proto, že někteří jedinci ve skupině využívají zdroje potravy dříve, než se k nim dostanou ostatní jedinci (Nicholson 1954). Zatímco „Contest“ (neboli soupeření) je konkurence, ke které dochází v průběhu žraní potravy, když dochází k přímým agonistickým konfrontacím ohledně potravy, kterou si jedinec může monopolizovat a bránit. Kompetice „scramble“ v rámci skupiny postihuje všechny členy skupiny stejně, protože jejich příjem potravy je snížen a ve vysokém měřítku by tato konkurence mohla vést ke snížení reprodukční rychlosti (Van Schaik & Janson 1988). Když se potrava určitého druhu skládá především z méně kvalitních, rovnoměrně rozptýlených zdrojů potravy, potravní konkurence má tendenci být typu scramble, protože příbuzní nemohou být vyloučeni z míst se zdroji potravy (Van Schaik & Janson 1988; Sterck et al. 1997; Koenig 2002).

Sdílení s potomky je mezi poloopicemi vzácné, výjimkou je ksukol ocasatý (*Daubentonia madagascariensis* Gmelin, 1788). U mnoha starosvětských primátů (*Catarrhini* Geoffroy, 1812) na světě nápadně chybí, možná proto, že přístup k nutričním a informačním výhodám se uskutečňuje spíše prostřednictvím společné konzumce potravy než jejím přesunem (Brown et al. 2004). Sdílení samců a samic je nejčastěji pozorováno a studováno u šimpanzů, pouze s několika kvantitativními studii na jiných druzích lidoopů starosvětských a novosvětských primátů (*Platyrrhini* Geoffroy, 1812). Sdílení mezi jedinci stejného pohlaví bylo viděno u 10 druhů, včetně některých lidoopů a novosvětských primátů, například u malp kapucínských (*Cebus Capucinus* Linnaeus, 1758) v lidské péči. Mezi dospělými malpami se však nejčastěji pozoruje sdílení mezi samci a samicemi, ačkoli doc, hází také k přenosu mezi samicemi (Jaeggi & Gurven 2013).

Například u šimpanzů jsou přenosy ze samic na samce vzácnější, pravděpodobně proto, že produkci a držení sdílené potravy jsou běžně zaujati samci s výjimkou druhů s převahou samic, např. šimpazi bonobo (*Pan paniscus*, Schwartz 1929) (Fruth & Hohmann 2002; Jaeggi et al. 2010). Dospělí samci a samice ve skupinách primátů většinou nejsou příbuzní, což vylučuje příbuzenský výběr jako vysvětlení ke sdílení potravy. Existují však i jiné způsoby, jak by samci mohli těžit ze sdílení se samicemi, a ty se liší mezi polygammími a monogammími systémy páření (Mitani & Watts 2001).

3.2.3.1 Sdílení potravy u starosvětských primátů

Noodrwik & Shaik (2009) vyzorovali u orangutanů ve volné přírodě, že pokud jde o funkci intersexuálního přenosu potravy, nedochází ke sdílení potravy za účelem nepotismu, nebo výměny potravy za sociální podporu nebo péči. Taktéž vyloučili sdílení potravy formou výměny potravy za potravu. U orangutanů sumaterských v Ketambe bylo zaznamenáno, že dochází k nízké frekvenci asymetrického přenosu potravy, většinou ze samců na sexuálně aktivní samice. Jednalo se hlavně o potravu, která obecně není obzvláště výživná nebo není těžce dosažitelná. Zároveň byla zjištěna tolerantnější reakce samců k pokusům o žebrání potravy od samic než naopak (van Noordwijk & van Schaik 2009).

U šimpanzů pozorovaných v lidské péči byly zaznamenány dva vzorce, které vedly ke sdílení potravy mezi matkou a mládětem. Sdílení potravy bylo iniciováno kojencem, nebo matka sama nabídla část potravy mláděti. Chováním, které doprovázelo žebrání mláďat o potravu matek, byl úšklebek v obličeji společně s kňučením (Ueno & Matsuzawa 2004). Naproti tomu u šimpanzů pozorovaných ve volné přírodě bylo u matek zřídka viděno, že nabízejí potravu dobrovolně svým mláďatům (Nishida & Turner 1996). V průběhu studie bylo vyzorováno, že sdílení potravy iniciované kojencem a sdílení iniciované matkou se značně lišilo ve vlastnostech přenášené potravy. V případě, kdy mláďe vyžadovalo potravu po matce, byla sdílena stejná potravina, kterou žrala matka. Avšak v případech, kdy matka sdílela potravu s mládětem, jednalo se o části potravy, které matka sama nežrala. Takto nabízené části potravy se předpokládaly být pro kojence bezvýznamné ve smyslu výživy a chuti, protože byly často nabízeny až potom, co matka sežrala všechny jejich chutné části. Jednou z možností, proč matka sdílí potravu s mládětem je, že sdílené zbytky potravy slouží pouze k odvedení pozornosti mláděte od matky, aby se mohla v klidu nažrat (Ueno & Matsuzawa 2004). Z terénní studie porovnávající četnost sdílení známých a nových druhů potravy z podnětu kojenců Nishida & Turner (1996) uvedli, že nová potravina je mezi šimpanzími matkami a kojenci (0–5 let) sdílena častěji než známá potravina.

U dospělých jedinců samci a samice bonobů si předávají potravu, když jsou samice bez kojenců, což naznačuje, že přenos potravy může být spojen se sexuální vnímavostí (Wolovich et al. 2006). Ve skutečnosti bylo zjištěno, že samci bonobů sdílejí potravu se samicemi ihned po kopulaci (Kuroda 1984).

3.2.3.2 Sdílení potravy u novosvětských primátů

U novosvětských primátů, jako jsou opice titi (*Plecturocebus* Byrne, Rylands, Carneiro, Lynch, Bertuol, da Silva, Messias, Groves, Mittermeier, Farias, Hrbek, Schneider, Sampaio, Boubli, 2016) nebo mirikiny (*Aotus* Illiger, 1811), jsou přenosy mezi partnery přinejmenším stejně časté jako přenosy na potomky, pravděpodobně je zajišťování potomků méně důležité než například u rychleji rostoucích kosmanů. Dospělé mirikiny chované v lidské péči pravidelně přenášejí potravu svým spojencům a k těmto s malým odporem (Fernandez-Duque et al. 2002). Podíl potravních interakcí mezi dospělými samci a samicemi vedoucí k přenosu (59 %) je vyšší než u šimpanzů (44 %) (Mitani & Watts 2001) a dvakrát vyšší než u malp kapucínských (27 %) (Rose 1997). Na rozdíl od šimpanzů se zdá, že ke sdílení potravy mezi dospělými mirikiny v lidské péči nedochází pouze tehdy, když dochází k intenzivnímu žebrání

o vysoce ceněnou potravu, jako je u bonobů (Wiessner & Schiefenhövel 1996) a šimpanzů (Teleki 1973; Mitani & Watts 2001) velké ovoce nebo maso. U čeledi mirikinovitých (Aotidae Poche, 1908) bylo zjištěno, že pravidelně dochází ke sdílení potravy za normálních podmínek a tato interakce probíhá i bez přítomnosti žebrání (Wolovich et al. 2006).

Samice mirikin jsou březí nebo kojí přibližně 9 měsíců v roce, proto sdílení potravy mezi dospělými primáty může fungovat na principu zvýšení výživy u březích a kojících samic (Fernandez-Duque et al. 2002). Bylo pozorováno, že samci předávají potravu samicím nejen v rodinách, ale i v párech. Některé ze samic v párech mohly být v průběhu studie od Wolovich et al. (2006) březí (jejich stav nebyl zcela znám kvůli vysoké míře spontánních potratů). Samice v rodinách kojily svá mláďata. Proto není známo, zda samci během březosti a laktace předávají potravu samicím častěji, než když samice nejsou březí ani nekojí. Kromě potenciálního poskytování dodatečné výživy samicím během březosti a kojení může sdílení potravy mezi dospělými napomáhat k vytváření sociálních vazeb. V párech a rodinách přenášeli samci i samice potravu svým partnerům. Proto nelze v tuto chvíli vyloučit žádnou hypotézu týkající se funkce sdílení potravy mezi dospělými mirikiny v lidské péči (Wolovich et al. 2006).

Vztah mezi sdílením potravy a sociosexuálním chováním nebyl u monogamního samce zkoumán. Když nejsou přítomni žádní potomci, samice mirikiny předávají potravu samcům. Podobný vzor byl nalezen u tamarinů v lidské péči (Brown & Mack 1978). Afiliativní chování, které je běžně pozorováno u monogamních druhů, jako je grooming a duetová vokalizace je u mirikin vzácná a místo toho může při párové vazbě hrát roli častý přenos potravy. Samci monogamních druhů mohou s větší pravděpodobností sdílet potravu se samicemi než samci polygamních druhů, možná v důsledku větší jistoty otcovství (Wolovich et al. 2006).

Majiteli potravy byli nejčastěji dospělí samci a potenciálními příjemci při potravních interakcích, ke kterým v rodinách docházelo, byli nejčastěji kojenci a mladiství. Podobný vzorec byl popsán u opic titi (*Callicebus torquatus torquatus*) (Starin 1978) a lvíčků zlatých (*Leontopithecus Rosalia*, Linnaeus 1766) (Brown & Mack, 1978). Kojící samice mají zvýšené nutriční požadavky, a proto jejich náklady na sdílení potravy budou pravděpodobně vysoké. Dalo by se očekávat, že samice budou s větší pravděpodobností více odolávat žebrajícím kojencům než dospělí samci nebo starší sourozenci. Výsledky studie od Wolovich et al. (2006) naznačují, že samice mirikiny odolávají během potravních interakcí stejně nebo dokonce i méně než samci a pravděpodobně i méně než mláďata. Přenos potravy na mládě může zvýšit jeho nezávislost na matce, což vede k dřívějšímu odstavení (Rapaport & Brown 2008); Starin 1978), kratšímu meziprodánímu intervalu a většímu reprodukčnímu úspěchu v průběhu života rodičovského páru.

Vzorce sdílení potravy u opic chovaných v lidské péči se mohou lišit od vzorců v přirozených populacích. Ruiz-Miranda et al. (1999) porovnávali sdílení potravy u divokých a reintrodukovaných lvíčků zlatých a zjistili, že ačkoli reintrodukované opice přenášely potravu dvakrát častěji než jedinci žijící ve volné přírodě, vzorec přenosu byl podobný. Bylo pozorováno, že samci lvíčka zlatého přenášejí potravu březím samicím, což podporuje myšlenku, že přenos potravy může plnit důležitou nutriční funkci. Sdílení potravy s kojenci bylo pozorováno u volně se pohybujících mirikin. V přirozených populacích mirikin se vyskytují sezónní výkyvy hmyzu, ovoce, květín a listů. Je možné, že zdroje potravy, jejichž množství se liší, se přenášejí nejen na kojence, ale také mezi dospělými v obdobích, kdy jsou vzácné nebo kdy je nutriční poptávka samic vysoká (Fernandez-Duque et al. 2002).

3.2.4 Sdílení potravy u gibbonů

U gibbonů chovaných v lidské péči není sdílení potravy neobvyklé (Dunbar 1995), ale ve volné přírodě bylo pozorováno jen zřídka (Yi et al. 2020). Kromě toho giboni pravděpodobně ojediněle sdílejí potravu dobrovolně (Ferrari 1987).

Potrava u gibbonů je někdy předána přímo žadonicímu jedinci, ale může být i povoleno jedinci odebírat z porce nebo žrát současně ze stejného zdroje (Loy 1974). Sdílení potravy je iniciováno žebrajícím jedincem, který obtěžuje majitele potravy zapojeného do žraní. Žebrající jedinec se může na krátkou vzdálenost zastavit a nasměrovat svůj pohled na potravu, nebo se může okamžitě snažit získat potravu druhého. Odezva gibona, který je žádán o potravu, se může v různých případech lišit. Držitel se může potravy vzdát bez odporu. V některých případech majitel potravy odejde, nebo žebrajícího jedince odstrčí, i když to nemusí být nutně účinné při odrazování žebrajícího jedince v jeho pokusech, jelikož snahy o získání potravy se obvykle opakují, dokud žebrající jedinec nedosáhne svého cíle. Potrava není vždy vydána dobrovolně, ale může být ukradena navzdory preventivním opatřením. Přesto jsou zřídka podniknuty represivní kroky k získání ukořistěné potravy zpět (Schessler & Nash 1977).

Ve studii od Nettelbeck (1998) v žádném z pozorovaných případů nedošlo k přenosu potravy dobrovolně. Předcházelo mu žebrové chování a kromě jednoho případu vždy docházelo k určitému odporu ze strany majitele potravy. Je tedy v tomto případě obtížné rozhodnout, zda by měl být přenos potravy popsán jako „krádež“ nebo jako „pasivní sdílení potravy“. Žebrání o potravu může být pokusem ji ukrást; vlastník může předmět zpočátku bránit, ale poté povolit jeho odebrání. Rozlišení mezi pokusem o krádež a žebráním a mezi úspěšnou krádeží a povoleným přijetím je v mnoha případech obtížné. Dospělí giboni jsou schopni zabránit tomu, aby si jejich potravu vzali ostatní členové skupin (Dunbar 1995), z čehož však vyplývá, že diskutovaná pozorování přenosu potravy nejsou jen pouhou krádeží.

Schessler & Nash (1977) pozorovali, že žebrání u gibbonů lar v lidské péči není motivováno pouze hladem. V rámci pozorování gibbonů bylo zjištěno, že frekvence sdílení potravy se nezvyšuje v době snížené nabídky, ať už před krmením, nebo ani v následujících hodinách. To nepodporuje hypotézu, že sdílení potravy může sloužit k zajištění distribuce omezených zdrojů potravy mezi členy vysoce teritoriální skupiny gibbonů, nebo že požadování potravy po jiném jedinci může být motivováno hladem. Žadonicí chování dosahuje vrcholu v době konzumace potravy, kdy je k dispozici velké množství jejich různých druhů. Příkladem byly samice gibbonů, které žebrały o potravu, a to i přes přítomnost stejné potravy ležící v jejich dosahu (Schessler & Nash 1977).

Dunbar (1995) navrhl, že žebrání o potravu nebo jiné předměty může být forma hry, která se rozvinula v podmínkách chovu v lidské péči s nadbytkem potravy a volného času. To by následně vysvětlovalo jeho vzácný výskyt u gibbonů ve volné přírodě (Nettelbeck 1998). Většina konzumovaných rostlinných položek je poměrně hojná a jsou dostatečně malé nebo měkké, aby s nimi mohla manipulovat i mláďata. Tedy žebrání o potravu a sdílení může být u gibbonů z volné přírody neobvyklé a dalo by se očekávat pouze u potravy, která se vyskytuje omezeně, anebo je obtížné ji získat nebo s ní manipulovat. Rozdíly v typech potravy a jejich dostupnosti mohou vysvětlovat nižší úroveň žebrání a sdílení potravy u gibbonů ve volné přírodě ve srovnání s těmi v lidské péči (Nettelbeck 1998). Giboni žijící ve volné přírodě se živí po celý

den různou potravou, zatímco giboni v lidské péči jsou krmeni 1–3x denně (Ferrari 1987). Volně žijící giboni se mohou během shánění potravy rozmístit, zatímco gibonům chovaným v lidské péči to není obvykle umožněno (Yi et al. 2020). Při pozorování gibonů ve volné přírodě bylo nejčastěji sdíleno ovoce, a to v období dešťů (květen–říjen), kdy byla jeho produkce na vrcholu, jen jednou byl sdílen bezobratlý živočich. Ve všech případech došlo k úspěšnému sdílení potravy. Přenosu potravy vždy předcházelo žebření, které bylo převážně mířeno od mladšího jedince, který žebřil potravu po starším gibonovi. Pouze v jednom případě dospělý jedinec žebřil od mláděte. Jedním ze sdílených složek potravy bylo ovoce rostliny garcinie (*Garcinia xanthochymus*, Hook. f. ex T. Anderson), které má tlustou tvrdou šlupku, uvnitř však obsahuje žlutou dužinu bohatou na živiny. Otevření těchto plodů je pro mláďata gibonů téměř nemožné, proto pravděpodobně žebřají o tuto potravu u dospělých jedinců (Nettelbeck 1998).

Ačkoli v některých případech starší jedinci berou potravu od mladších zvířat, ve většině případů se potrava přenáší opačným směrem. Tam, kde se potrava přenáší ze staršího na mladšího jedince, vztahy dominance, obchod nebo reciprocita pravděpodobně neposkytnou přesvědčivé vysvětlení, proč dochází ke sdílení potravy (Nettelbeck 1998).

Ve Studii Schesslera & Nashe (1977), která sledovala sdílení potravy u gibonů v lidské péči, většina interakcí obsahujících sdílení potravy zahrnovala juvenilní samici, která žebřila od svojí starší sestry, která v té době hrála roli její náhradní matky. Berkson & Schusterman (1964) popisují také vysokou prevalenci sdílení potravy mezi juvenilními gibony. Přísně jednosměrný přenos potravy mezi gibony byl pozorován v zoologické zahradě Phoenix v Arizoně. Reciproční sdílení potravy bylo viděno pouze mezi juvenilními jedinci. V několika případech bylo pozorováno i sdílení potravy mezi dospělými, avšak tyto případy byly zcela jednosměrné (Berkson & Schusterman 1964).

3.2.4.1 Sdílení potravy gibonů s mláďaty

Ačkoli sdílení potravy mezi nepříbuznými dospělými jedinci je poměrně vzácné, přenos potravy mezi rodiči a potomky je hlášen u většiny druhů primátů (Yi et al. 2020). Přenos potravy z rodičů na potomky byl v zásadě vysvětlen jako výsledek příbuzenské selekce. Přenesená potrava poskytuje potomkům přímý užitek, který na oplátku poskytuje rodičům nepřímý kondiční přínos vyššího přežití potomků (Feistner & Price 2000). Adaptivní funkce přenosu potravy na potomstvo byly vysvětleny především dvěma vzájemně se nevylučujícími hypotézami: nutriční a informační hypotézou (Silk 1978).

Nutriční hypotéza uvádí, že přenos potravy umožňuje potomkům růst a napomáhat rychlejšímu odstavu prostřednictvím poskytování dalších živin. Hlavní predikcí nutriční hypotézy tedy je, že přenos potravy bude nejčastější během období odstavu a nutričně bohatá potrava bude sdílena více než potrava nutričně chudá (Brown et al. 2004).

Informační hypotéza tvrdí, že přenos potravy umožňuje nezkušeným mláďatům získat dovednosti o zpracování potravy nebo informace o potravě, ke které sama nemají přístup (Brown et al. 2004). Na základě informační hypotézy se proto předpokládá, že s tím, jak budou kojenci starší a kvalifikovanější, bude míra žadonění o potravu klesat (Jaeggi et al. 2008). Podle informační hypotézy je pravděpodobnější přenos nových nebo obtížně přístupných/zpracovatelných druhů potravy, bez ohledu na její nutriční hodnotu (Yi et al. 2020).

Empirické nálezy na podporu nutriční hypotézy byly většinou nalezeny u kooperativních druhů primátů, jako jsou tamaráni a kosmani (Ferrari 1987). U těchto druhů samice obvykle rodí 2–3x do roka a zabřezávají opětně již během laktace, což pro samice představuje větší energetickou zátěž (Dunbar 1995). Rodiče kosmanů se aktivně podílejí na péči o mláďata včetně zajištění potravy, aby usnadnili proces odstavení, a tím přesunuli své investice (např. energetickou zátěž laktace) ze současných potomků na budoucí. V takovém případě reprodukční přínosy pro rodiče pravděpodobně převýší náklady na poskytování potravy kojencům (Ross & MacLarnon 2000). Jak předpovídá nutriční hypotéza, přenos potravy u kosmanovitých se zintenzivňuje během období odstavy (Feistner & Price 2000).

Potravní preference členů skupiny mohou být důležitým zdrojem znalostí, protože často obsahují informace o nutriční hodnotě nebo chutnosti potravy. Mnohočetné studie na savcích, včetně primátů, prokázaly, že preference potravy se společensky přenášejí na nezkušené jedince (Hikami et al. 1990). Například v experimentálním prostředí se mláďata kočkodana obecného (*Chlorocebus aethiops* Linnaeus, 1758) v případě potravy řídí preferencí matek (van de Waal et al. 2013). Proto je pravděpodobné, že přenos potravy umožňuje nedospělým mláďatům získat informace o potravní preferenci. Děje se tak prostřednictvím rodičovského přenosu potravy, zvláště pokud mláďata ještě nezačala samostatně shánět pevnou potravu. Většina studií o přenosu potravy, zejména u volně žijících zvířat, však nepovažovala potravní preferenci za důležitý faktor z hlediska informačních přínosů (Yi et al. 2020).

Ferrari (1987) tvrdí, že sdílení potravy za účelem pomoci mladým primátům rozlišovat jedlé a nejedlé položky se zdá poněkud nepravděpodobné, protože jiní autoři (Brown et al. 2004; Jaeggi et al. 2008) naznačují, že mladí giboni se potřebují učit o potravě tím, že ji berou od svých matek. Pokud by tomu tak bylo, šlo by o běžně pozorované chování v příslušné vývojové fázi (Ferrari 1987).

Ve volné přírodě kojenci gibonů lar začínají přijímat pevnou potravu ve věku 4 měsíců a pravděpodobně se učí pouhým pozorováním svých matek, se kterými jsou obvykle v těsné blízkosti (Corp & Byrne 2002). Mladí giboni se také mohou učit metodou pokusu a omylu; kojenci ve volné přírodě a v lidské péči byli pozorováni, jak od raného věku manipulují s předměty, jako jsou listy, větvičky, ovoce, bezobratlí a další potenciální potrava (Ferrari 1987).

Giboni mají dlouhou ontogenezi a k odstavení dochází cca ve 22 měsících a k pohlavní dospělosti v 6–8 letech (Geissmann 1991). Na rozdíl od většiny lidoopů a některých druhů opic nepoužívají giboni nástroje a nespolehají se na extrakční dovednosti při hledání potravy (Fischer & Geissmann 1990). Očekává se však, že vzhledem k jejich složité potravě a častým prostorovým změnám v dostupnosti potravy bude učení hrát důležitou roli ve vývoji jejich strategií hledání (Kim et al. 2012).

U gibonů byla popsána rozsáhlá přímá rodičovská péče u samců siamangů (*Hylobates symphalangus*), kde se dospělí samci starají o mláďata a hrají si s nimi více než dospělé samice. U divokých gibonů bylo žebření o potravu častější a dospělí jedinci se častěji dělili o potravu s mláďaty v době, kdy byly praktické potíže se získáváním nebo s manipulací potravy. Kromě toho byli dospělí samci pravděpodobně ochotnější ke sdílení potravy s mladými zvířaty než dospělé samice (Ferrari 1987).

Dalším důvodem sdílení může být příklad, kdy dospělý jedinec sdílí napůl sežraný hmyz, mládě tak může získat důležité živiny, které si samo neumí najít. Mládě se naučí, že určitý druh hmyzu je jedlý a může získat příležitost procvičit si základní zpracování potravy. Kromě toho mohou hrát roli oba soubory přínosů, ale jejich relativní význam se může lišit v závislosti na věku mláděte; například před odstavením může přenos potravy doplňovat výživu kojence, zatímco po odstavení může hrát roli v rozšiřování potravního spektra (Rapaport & Brown 2008).

Je důležité si uvědomit, že vzhledem k tomu, že se předávání potravy týká dvou jedinců, může existovat řada okolností, za kterých dochází ke střetu zájmů. Držitel potravy, kterého osloví žebrající mládě, nemusí nutně odevzdat část své potravy. Místo toho se může začít bránit tím, že se vzdálí, odvrátí tělo od druhého jedince nebo projeví hrozby spojené s agonistickými útoky vůči jedinci, který se snaží získat přístup k potravě. Držitelé potravy mohou být méně ochotni přenášet potravu, pokud mají nízkou energetickou hladinu, pokud je v současné době k dispozici málo potravy a dotyčný předmět je vysoce preferován, nebo pokud jeho získání zabralo značný čas nebo energii. Kromě toho mohou být dospělí a potomci v konfliktu ohledně výše investic poskytnutých potomkům (Trivers 1974).

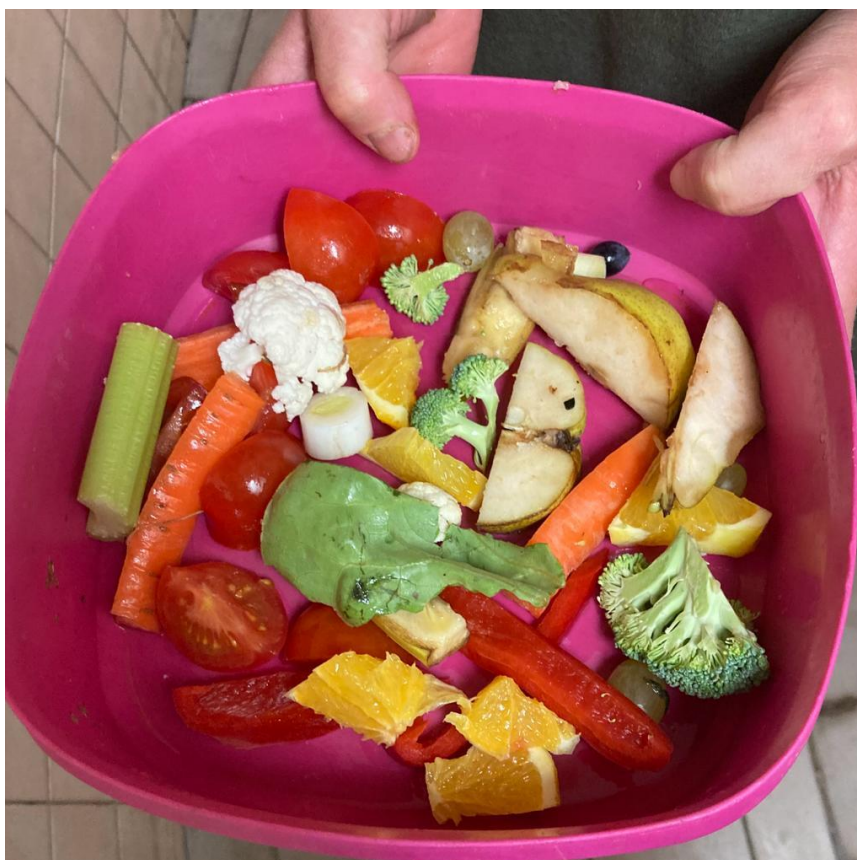
4 Metodika

4.1 Sledované skupiny

Studie probíhala v zoologických zahradách Hodonín, Liberec, Olomouc a Ostrava v období od 11.8. 2021 do 13.11. 2022. Ve všech zoologických zahradách byly pozorovány chovné rodiny gibbonů z čeledi Hylobatidae. U každé sledované skupiny zvířat je uváděn stav skupiny formou číselného zápisu. První číslo udává počet samců, druhé počet samic, třetí počet jedinců neurčeného pohlaví.

4.1.1 ZOO Hodonín

Pozorování v Zoologické zahradě Hodonín proběhlo ve dvou různých časových obdobích a to 16.9. 2021 a 15.7. 2022. V první sledovaném období sběru dat se zde nacházela chovná skupina gibbonů rodu gibbonů lar (1,2,1). Ve dnech 15.7. 2022 se chovná skupina gibbonů lar skládala z jednoho dospělého samce Antona, jedné dospělé samice a dvou mláďat samičího pohlaví (1, 3). Giboni měli možnost se pohybovat jak ve vnitřní ubikaci, tak ve venkovním výběhu. Oba prostory byly uzpůsobeny gibbonům tak, aby mohli projevit přirozené chování. Krmnou dávku gibbonů tvořila převážně krájená zelenina a ovoce (obrázek 7), která byla občas obohacena vejíčkem.



Obrázek 7 - Ukázka podávané potravy gibbonům v ZOO Hodonín (Stošková 2022)

4.1.2 ZOO Liberec

V Zoologické zahradě Liberec, proběhlo pouze jedno pozorování ve dne 11.8.2021. V této zoo byli sledováni dva sourozenci *Nomascus leucogenys* (1,1). Skupina byla tvořena jedním dospělým samcem Charliem a jednou juvenilní samicí Suki. Další pozorování s touto skupinou proběhlo v období 7. – 9. 10. 2022 v Zoologické zahradě Ostrava, kde byli tito giboni dočasně ubytováni. Giboni se nacházeli ve starém pavilónu opic, který tvořil vnitřní i venkovní výběh. Oba prostory byly obohaceny o natažená lana a houpací sítě, kde mohli projevovat přirozené chování.

Giboni z liberecké zoo byli krmení 3x denně. Dostávali hlavně krájenou zeleninu, granule a občas jim byla potrava zpestřena jablkem.

4.1.3 ZOO Olomouc

V Zoologické zahradě Olomouc probíhalo sledování ve dnech 26.6.2022 a od 11.11.2022 - 13.11.2022. Sledovány byly dva druhy gibbonů ve dvou rodinných skupinách. První skupina, tvořena druhem *Hylobates lar* (2,2), byla složená z dospělé samice Yamoeny, dospělého samce Fidla, juvenilního samce Fuora a juvenilní samice Felishy. Druhá pozorovaná skupina byla tvořena druhem *Nomascus gabriellae* (1,2), v této skupině se nacházel dospělý samec Tony, dospělá samice Rony a juvenilní samice Ruby.

Obě pozorované skupiny gibbonů se nacházely v pavilónu opic v ZOO Olomouc. Giboni se mohli pohybovat jak ve vnitřní ubikaci, tak ve venkovním výběhu. V obou prostorech se nacházela napnutá lana, která umožňovala gibbonům projevovat přirozené chování. S případnou potravou tedy giboni mohli vybíhat i ven. Obě části jsou přístupné veřejnosti, proto veškerá videa byla zaznamenávána z návštěvnické zóny.

V Zoologické zahradě Olomouc probíhalo krmení gibbonů 3x denně. Podávala se hlavně krájená zelenina a ovoce a také granule. Během pozorování byla také podávána i nekrájená potrava.

4.1.4 ZOO Ostrava

V Zoologické zahradě Ostrava byli giboni sledováni v období 7. – 9. 10. 2022. V době sběru dat se zde nacházela chovná skupina gibbonů *Nomascus leucogenys* (1,2). Pozorování byli dospělá samice Sulu, juvenilní samice Yena a juvenilní samec Hoan. Vnitřní prostory gibbonů v ZOO Ostrava nebyly otevřené veřejnosti, proto veškerá videa natáčená vevnitř byla z prostorů určených pro pracovníky zoo. Vnitřní ubikace byla tvořena kovovou konstrukcí a nataženými lany a sítěmi, které obohacovaly enrichment. Venkovní výběh sdíleli giboni s jelínky vepřími (*Hyelaphus porcinus* Zimmermann, 1780). Sdílení potravy ve venkovním výběhu bylo vždy zaznamenáváno z návštěvnické zóny. Tyto prostory byly tvořeny řadou modelů umělých stromů, mezi kterými byla napnutá lana pro obohacení enrichmentu.

Giboni v ostravské zoo byli krmeni 4x denně. Dostávali hlavně krájenou zeleninu a granule.

4.2 Sběr dat

Sběr dat byl zaznamenávám pomocí videonahrávky. V každé zoo byla zaznamenávána jednotlivá krmení, a to hned od prvního do posledního krmení. Předkládání potravy gibbonům probíhalo buď ve vnitřních ubikacích, nebo ve venkovním výběhu. Videozáznam byl převážně zaznamenáván z návštěvnické zóny, popřípadě ze zázemí, ale vždy tak, aby nedocházelo k narušování průběhu krmení. Video nahrává gibony před vpuštěním do ubikace nebo venkovních prostor. Po spuštění videa byl průběh krmení natáčen vždy 15 minut. Do protokolů bylo zapisováno, zda dochází k nějaké interakci spojené s krmivem. Kdo tuto interakci inicioval, jak dlouho tento proces trval a o jakou potravu se jednalo. Následně pomocí nutridatabaze.cz byla zjištěna energetická hodnota a množství sacharidů u potravy, která byla součástí některé z potravních interakcí.

4.3 Statistická analýza

Data byla zpracována ve statistickém programu Statistica verze 12. Pomocí statistického programu bylo zjišťováno, jestli existuje statisticky významná závislost u sdílení potravy mezi gibony a energetickou hodnotou potravy. Údaje byly zpracovány do kontingenční tabulky, kde pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu byly vyhodnoceny. Stejně tak se zjišťovalo, jestli existuje závislost mezi barvou potravy a četností jejího sdílení, popřípadě jestli hraje roli při výběru potravy a zda je potrava podávána v krájené či nekrájené podobě.

Druhá hypotéza vyhodnocuje, zda hraje pohlaví roli ve sdílení potravy. Stejně jako první hypotéza, byla i tato testována pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu.

5 Výsledky

5.1 Souhrn zaznamenaných výsledků

Pro účely statistického vyhodnocení první hypotézy byla použita tabulka 1. V této tabulce byla potrava rozdělena do 3 kategorií, viz sloupec energetická kategorie. Potrava byla rozdělena na nízkoenergetickou, značená n, kde byla zařazena potrava od 0 do 84 kJ na 100 g potravy, středněenergetickou, značená s, kde byla zařazena potrava od 85 do 124 kJ na 100 g, a vysokoenergetickou, značená v, kam byla zařazena potrava s hodnotou nad 125 kJ.

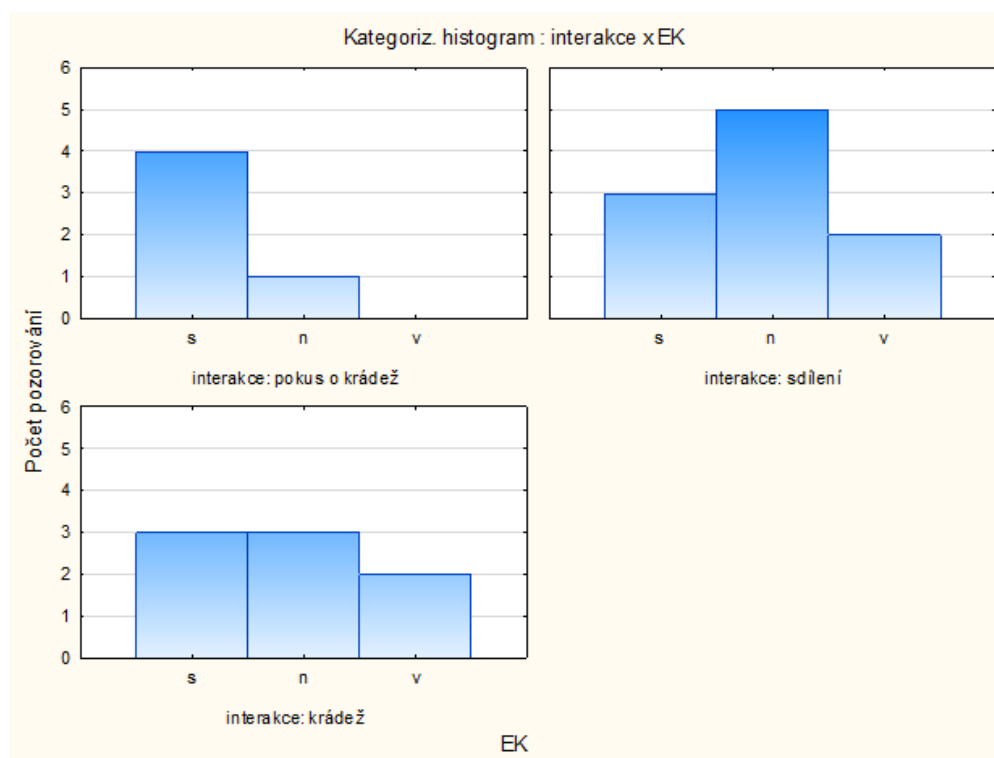
Tabulka 1 výsledky pro hypotézu 1

interakce	druh potravy	barva potravy	energetický obsah na 100g (kJ)	Energetická kategorie	krájená/nekrájená
pokus o krádež	kedlubna	bílá	114	s	krájená
pokus o krádež	kedlubna	bílá	114	s	krájená
sdílení	salát hlávkový	zelená	65	n	nekrájená
pokus o krádež	kedlubna	bílá	114	s	krájená
pokus o krádež	rajče keříkové	červená	84	n	nekrájená
pokus o krádež	celer bulvový	bílá	117	s	krájená
sdílení	jablko červené	červená	306	v	krájená
krádež	řapíkatý celer	zelená	69	n	krájená
krádež	okurka salátová	zelená	67	n	krájená
krádež	celer bulvový	bílá	117	s	krájená
sdílení	paprika	červená	124	s	nekrájená
krádež	salát hlávkový	zelená	65	n	nekrájená
sdílení	salát hlávkový	zelená	65	n	nekrájená
sdílení	salát hlávkový	zelená	65	n	nekrájená
krádež	žlutý meloun	žlutá	172	v	krájená
sdílení	salát hlávkový	zelená	65	n	krájená
sdílení	paprika	červená	124	s	nekrájená
krádež	paprika	červená	124	s	nekrájená
sdílení	paprika	červená	124	s	krájená
sdílení	jablko červené	červená	306	v	krájená
krádež	jablko červené	červená	306	v	krájená
sdílení	salát hlávkový	zelená	65	n	krájená
krádež	paprika	červená	124	s	krájená

Tabulka 3 Výsledky Pearsonova chí-kvadrát testu

Statist.	Statist. : interakce(3) x EK(3) (STATISTIKA .H1)		
	Chí-kvadr.	sv	p
Pearsonův chí-kv.	3,967500	df=4	p=,41042
M-V chí-kvadr.	4,628422	df=4	p=,32759
Fí	,4153312		
Kontingenční koeficient	,3835643		
Cramér. V	,2936835		

V grafu 1 lze vidět, že nejvíce byla sdílená nízkoenergetická potrava například hlávkový salát, stejně tomu bylo i v pokusech o krádež. O potravu s nejvyšším energetickým obsahem byl nejmenší zájem ve všech potravních interakcích.



Graf 1 četnosti interakcí v závislosti na energetické hodnotě

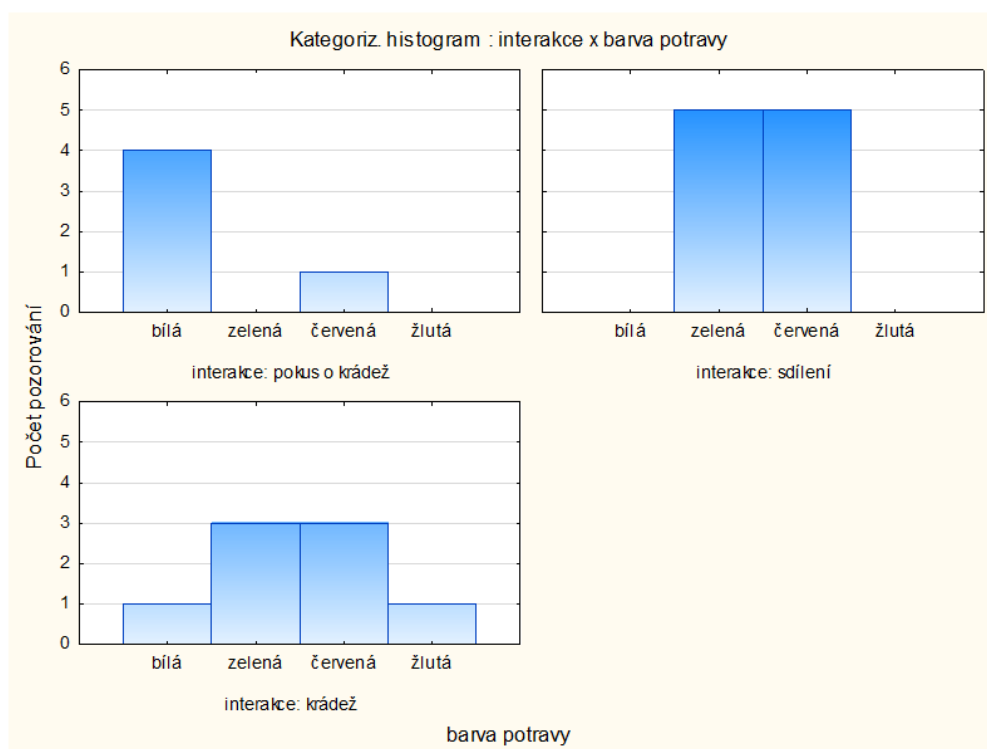
5.2.2 Závislost na barvě

Při testování, zda existuje statisticky významný rozdíl při potravních interakcích v závislosti na barvě, bylo zjištěno, že statisticky významná závislost existuje ($p < \alpha$), $p = 0,018$ (Tabulka 4). Byla zjištěna přímá silná závislost při preferenci barvy u gibbonů $F_i = 0,817$.

Tabulka 4 Výsledky Pearsonova chí-kvadrát testu

Statist. : interakce(3) x barva potravy(4) (STATISTIKA .H1)			
Statist.	Chí-kvadr.	sv	p
Pearsonův chí-kv.	15,36687	df=6	p=,01759
M-V chí-kvadr.	16,36256	df=6	p=,01193
F_i	,8173891		
Kontingenční koeficient	,6328701		
Cramér. V	,5779814		

Výsledky naznačují (Graf 2), že nejvíce preferovaná barva potravy byla zelená a červená. Potravu této barvy byly nejčastěji sdíleny, rovněž bylo nejvíce případů krádeží u potravy červené a zelené barvy.



Graf 2 Četnosti interakcí v závislosti na barvě potravy

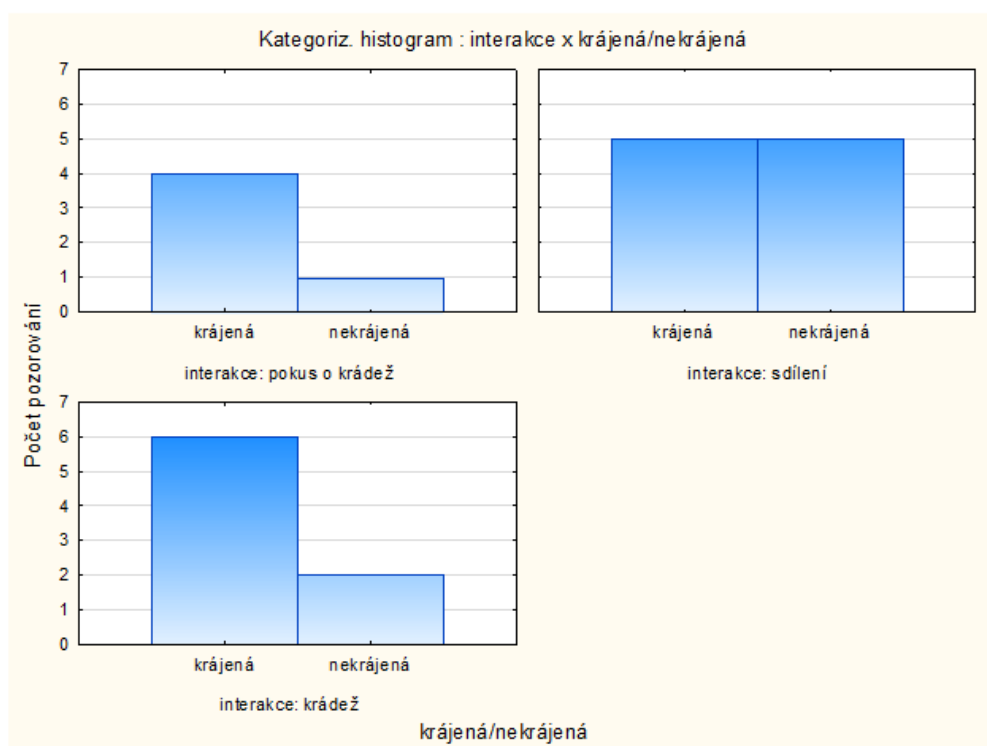
5.2.3 Závislost na formě podávané potravy

Při testování, zda existuje statisticky významná závislost na podávané potravě, krájené nebo vcelku, bylo zjištěno, že statisticky významná závislost neexistuje, $p = 0,340$ (Tabulka 5). Giboni nepreferovali více krájenou potravu před nekrájenou. Vzhledem k tomu, že $p > \alpha$, nebyla nadále zjišťována síla závislosti.

Tabulka 5 Výsledky Pearsonova chí-kvadrát testu

Statist.	Statist. : interakce(3) x krájená/nekrájená(2) (STATISTIKA .H1)		
	Chí-kvadr.	sv	p
Pearsonův chí-kv.	1,840000	df=2	p=,39852
M-V chí-kvadr.	1,855833	df=2	p=,39538
Fí	,2828427		
Kontingenční koeficient	,2721655		
Cramér. V	,2828427		

Z grafu 3 lze vyčíst, že mezi sdílením krájené a nekrájené potravy nebyl rozdíl. U krádeže naopak byla preferována krájená potrava.



Graf 3 Četnosti interakcí v závislosti na formě podávané potravy

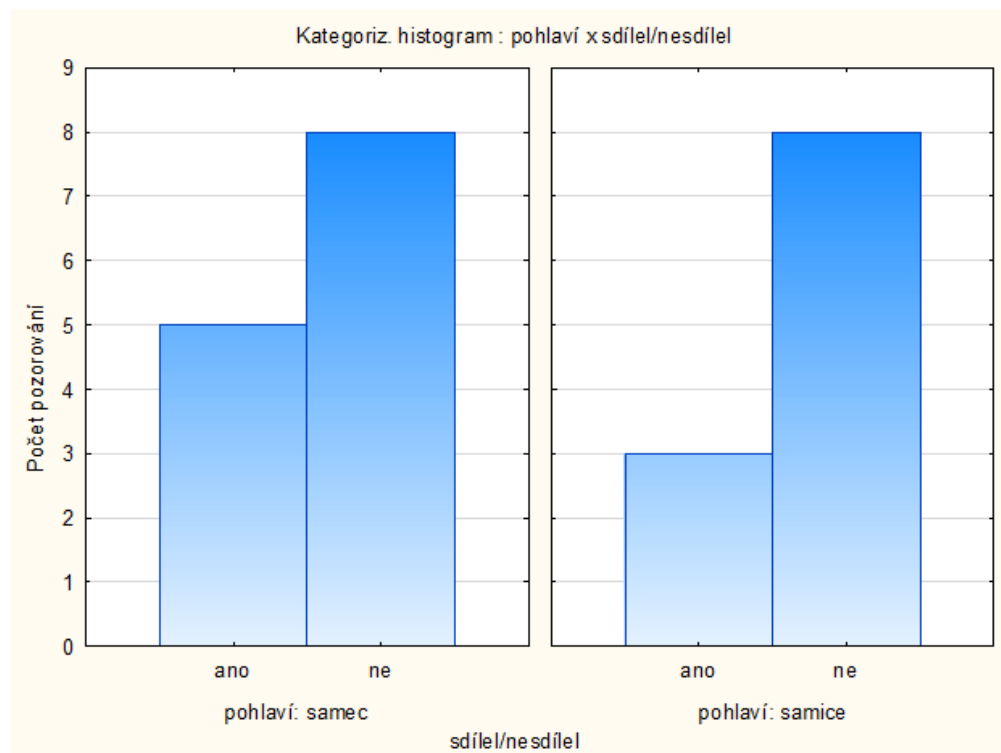
5.3 Závislost sdílení potravy na pohlaví

Při testování, zda existuje statisticky významná závislost mezi sdílením samců a sdílením samic bylo zjištěno, že statisticky významná závislost neexistuje $p > \alpha$. Samci nebyli ochotni sdílet potravu častěji než samice. Vzhledem k tomu, že $p = 0,562$ (Tabulka 5), nebyla zjišťována síla závislosti.

Tabulka 5 Výsledky Pearsonova chí-kvadrát testu

Statist. : pohlaví(2) x sdílel/nesdílel(2) (STATISTIKA .H1)			
Statist.	Chí-kvadr.	sv	p
Pearsonův chí-kv.	,3356643	df=1	p=,56234
M-V chí-kvadr.	,3384830	df=1	p=,56071
Fí pro tabulky 2 x 2	,1182625		
Tetrachorická korelace	,1924364		
Kontingenční koeficient	,1174440		

Výsledky ukázaly (Graf 4), že ochotou sdílet potravu je u obou pohlaví velmi podobná. Samci sdíleli potravu o trochu více než samice.

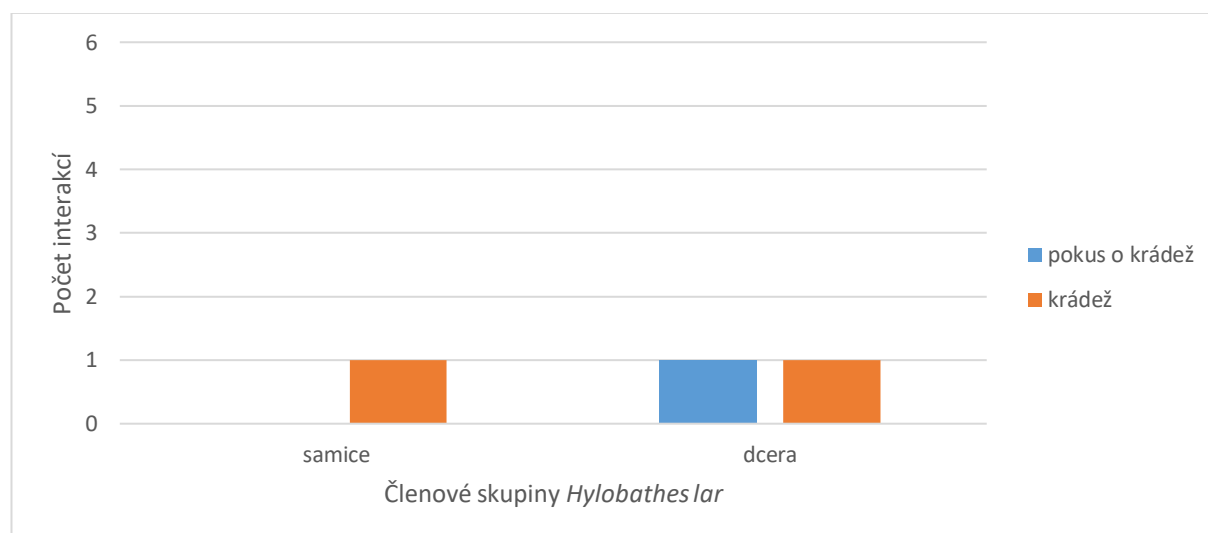


Graf 4 znázorňující četnosti interakcí v závislosti na pohlaví

5.4 Zaznamenané interakce v jednotlivých zoologických zahradách

5.4.1 Zoologická zahrada Hodonín

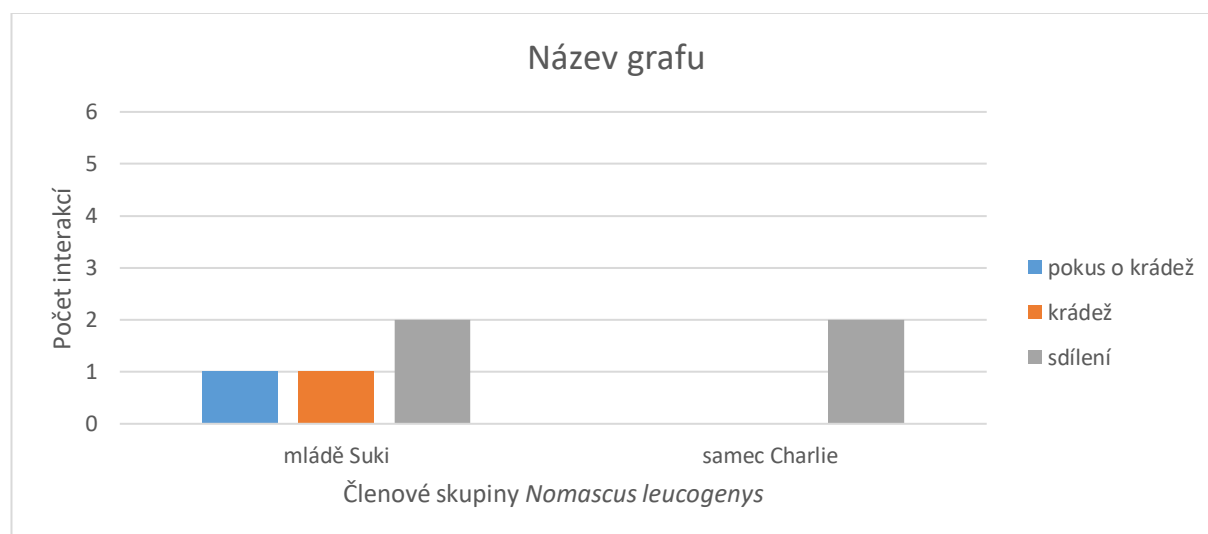
V Zoologické zahradě Hodonín (graf 5) byly zaznamenány pouze tři interakce v průběhu krmení. Juvenilní dcera se pokusila vzít potravu matce a jedenkrát ukradla potravu otci. Během pozorování nastal případ, kdy matka kradla potravu svému mláděti. Potrava nebyla sdílena ani jednou.



Graf 5 Interakce mezi gibony v průběhu krmení v ZOO Hodonín

5.4.2 Zoologická zahrada Liberec

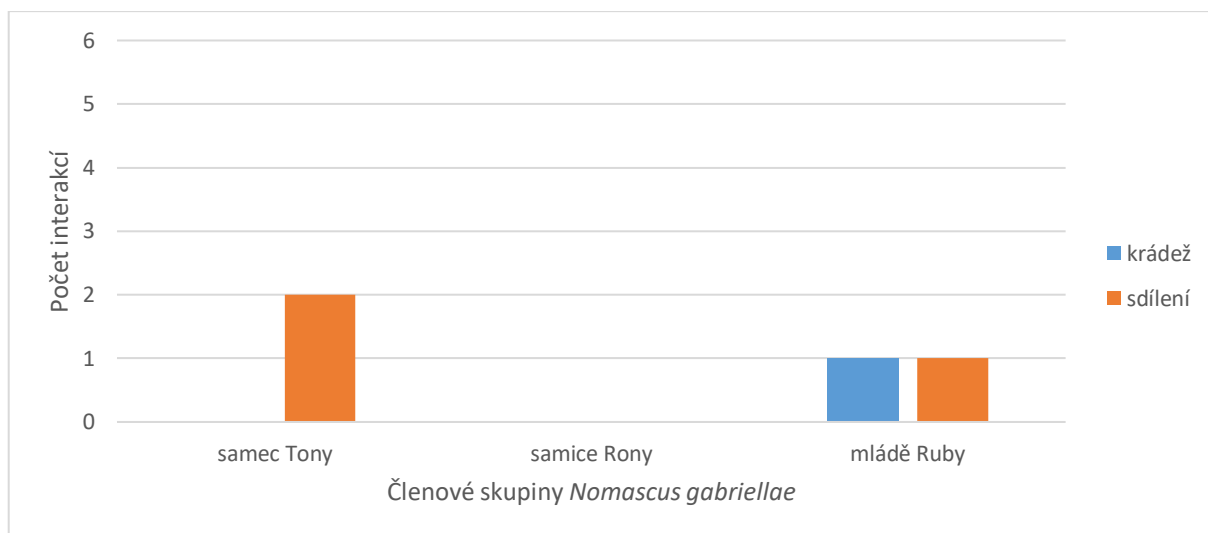
V Zoologické zahradě Liberec (Graf 6) byly pozorované interakce mezi dvěma sourozenci. O krádež se pokusila pouze juvenilní samice. Bylo viděno, že oba sourozenci jedenkrát sdíleli potravu s tím druhým.



Graf 6 Interakce mezi gibony ZOO Liberec

5.4.3 Zoologická zahrada Olomouc

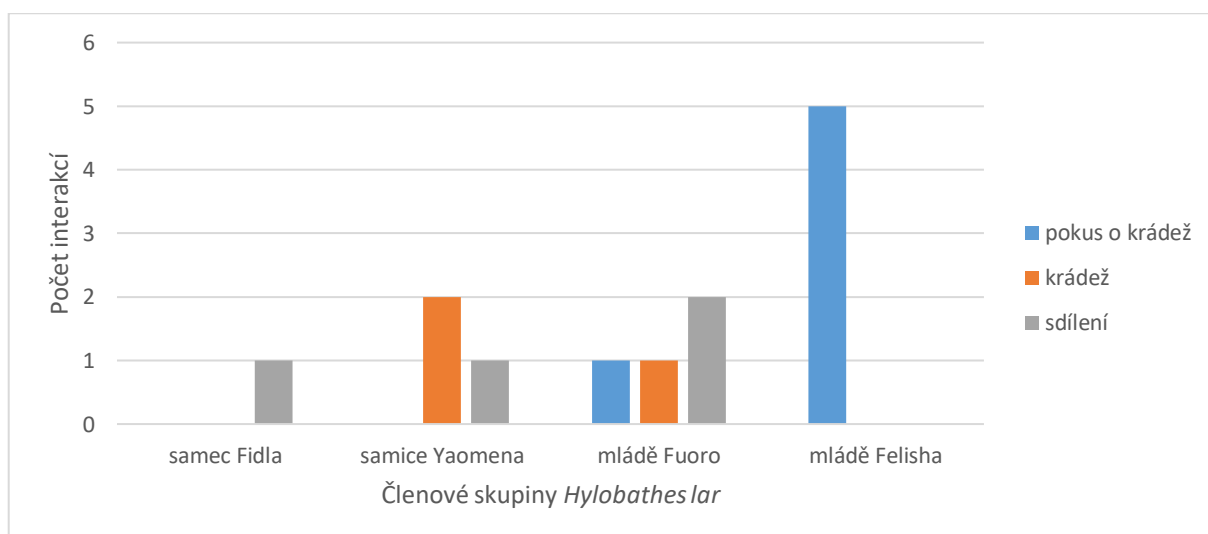
V grafu č. 7 lze vidět interakce 3 členné skupiny gibbonů. Nejvíce sdílel dospělý samec, který potravu dával své dceři. Dospělá samice nesdílela v průběhu sledování ani jednou, naopak její juvenilní dcera s ní sdílela potravu v podobě hlávkového salátu. Přesto, že otec sdílel potravu s dcerou, juvenilní samice jednou ukradla potravu proti vůli dospělého samce.



Graf 7 Interakce mezi gibony v průběhu krmení v ZOO Olomouc

5.4.4 Zoologická zahrada Olomouc

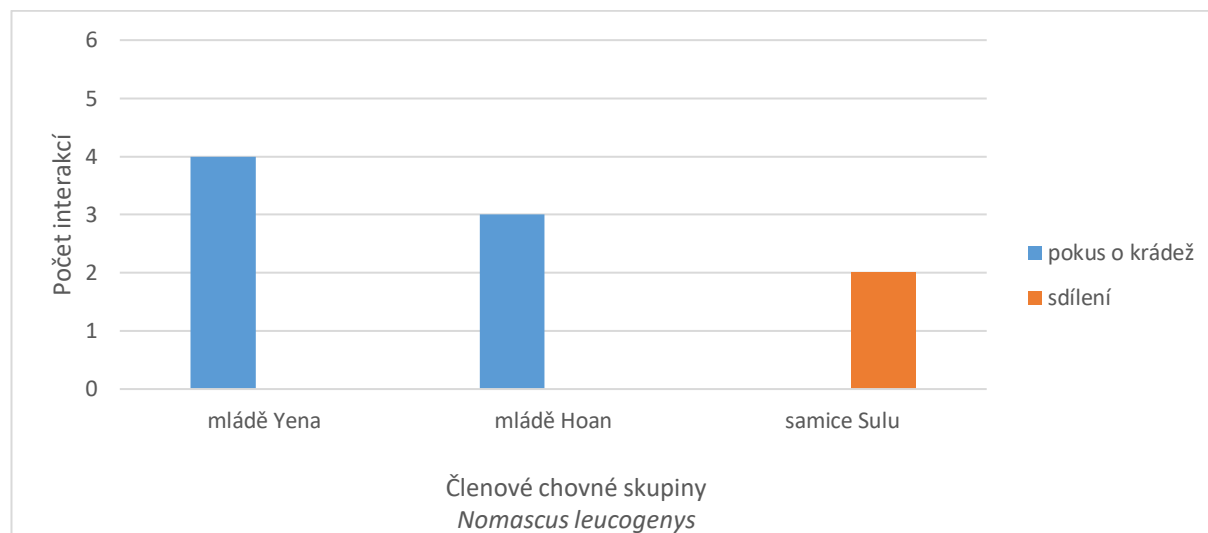
Z grafu č. 8 lze vyčíst, že o krádež potravy se pokoušeli nejvíce juvenilní jedinci. Nejmladší samice nesdílela potravu ani jednou. Juvenilní samec Fuoro jednou sdílel potravu se svojí mladší sestrou a jednou se svojí matkou. Dospělý samec se za celé sledování nepokusil ani jednou žebrať nebo ukrást jinému jedinci potravu. Jako jediný pouze sdílel. Dospělá samice jedenkrát sdílela potravu se svojí dcerou a ve dvou případech ukradla potravu dospělému samci.



Graf 8 Interakce mezi gibony v průběhu krmení v ZOO Olomouc

5.4.5 Zoologická zahrada Ostrava

V Zoologické zahradě Ostrava (Graf 9) bylo zpozorováno, že dospělá samice jako jediná ze skupiny sdílela potravu. K přenosu potravy došlo pouze dvakrát a vždy sdílela se svojí juvenilní dcerou. K pokusům o krádež docházelo hlavně mezi juvenilními sourozenci.



Graf 9 Interakce mezi gibony v průběhu krmení v ZOO Ostrava

6 Diskuze

První hypotéza měla ukázat, na základě kterých ukazatelů budou giboni ochotnější sdílet potravu s ostatními členy skupiny. Předpoklad, že více energetická potrava bude členy skupiny sdílena častěji než ostatní potrava byl vyvrácen. Tato studie ukazuje, že giboni více sdílejí potravu s nízkou energetickou hodnotou.

Naopak tomu bylo při hodnocení, zdali má vliv barva potravy na sdílení, kde byla prokázána statisticky významná závislost. Bylo zjištěno, že nejvíce se sdílela potrava červené a zelené barvy. Další část byla zaměřená na to, jestli existuje závislost na formě podávané potravy. Statisticky bylo prokázáno, že způsob, jakým byla potrava podávána, nehraje roli ve sdílení mezi členy skupiny.

Druhá hypotéza hodnotila, jestli existuje závislost mezi sdílením potravy a pohlavím. Zdali samci budou ochotněji předávat potravu ostatním jedincům. Statistické vyhodnocení ukázalo, že mezi sdílením samců a samic neexistuje statisticky významná závislost.

6.1 Vliv potravy na interakce při sdílení

Výsledky, které ověřovaly první hypotézu, ukazují, že giboni více sdílejí potravu s nízkou energetickou hodnotou. Tato skutečnost může být pravděpodobně dána tím, že o potravu, která nese větší množství výživných látek, se nechtějí giboni dělit. Stejně tomu bylo i v pokusech o krádež nebo v případné krádeži, kdy se jedinci snažili sebrat spíše nízkoenergetickou nebo středně energetickou potravu. Toto rozhodnutí mohlo být vyvoláno tím, že u gibonů byla větší pravděpodobnost jevu, že druhý jedinec si nechá potravu vzít, aniž by si ji nárokoval zpět.

Předpokládalo se, že giboni budou projevovat větší zájem o potravu, která nese vyšší energetickou hodnotu, vzhledem k výsledkům, ke kterým došli autoři Chivers (1984) a Jildmalm et al. (2008). Podle Chiverse (2008) giboni ve své přirozené potravě preferují zralé ovoce, které má vysoký obsah sacharidů. V souladu s tím může být celkový obsah sacharidů v potravě důležitým determinantem výběru potravy pro daný druh. Obdobně tomu bylo i ve studii od Jildmalm et al. (2008), kde giboni výrazně preferovali potravu s vysokým obsahem glukózy a fruktózy nad potravou, která obsahovala jiné zdroje energie, jako jsou lipidy a proteiny.

Schessler & Nash (1977) testovali, zdali se frekvence sdílení potravy zvyšuje v době snížené nabídky, ať už před krmením, nebo v následujících hodinách. Výsledky jejich studie ukázaly, že potrava byla nejvíce sdílena v době, kdy všichni členové skupiny měli kolem sebe potravu dostatek. Tento fakt nepodporuje hypotézu, že sdílení potravy může sloužit k zajištění distribuce omezených zdrojů mezi členy skupiny gibonů, nebo že požadování potravy po jiném jedinci může být motivováno hladem. Zjištěné výsledky ukazují na to, že potrava bohatá na živiny není pro gibony limitujícím prvkem, který by ovlivňoval výběr potravy.

Hypotéza potvrdila, že barva potravy hraje statisticky významnou roli při potravních interakcích. Nejvíce byla preferovaná červená a zelená barva ovoce i zeleniny, která byla nejvíce sdílena mezi gibony, a v souvislosti s těmito barvami bylo i nejvíce pokusů o krádež.

Vliv barvy, jakožto ukazatele preference potravy, byl popsán i ve studii od Elder (2009), kde se ukázalo, že u gibbonů je barva druhou nejdůležitější proměnnou určující výběr potravy, když je potravy dostatek. Studie ukázala, že giboni silně preferují žlutooranžové plody a méně věnují pozornost plodům červeným a černé plody nežerou vůbec. Zelené plody požívají podle jejich dostupnosti. Důvodem, proč během pozorování byly tyto barevné varianty gibony upřednostňovány, byly dány pravděpodobně tím, že žlutá potrava byla podávána v minimálním množství, a to jen v olomoucké zoo v podobě melounu. Avšak všechny zoologické zahrady v průběhu pozorování podávaly zeleninu zelené, bílé nebo červené barvy, tudíž se zvýšila i pravděpodobnost, že giboni budou sdílet právě tuhle barvu potravy.

O vlivu formy podávané potravy na sdílení není doposud dostatečně zjištěno. Předpokládalo se, že forma podávané potravy bude mít vliv na její sdílení s ohledem na to, že giboni budou raději sdílet pouhou část potravy, než aby se vzdali nakrájeného celku. Podle Jildmalm et al. (2008) se častěji sdílí měkká potrava, která je vhodnější pro přenos po kouskách, protože se snadno láme, na rozdíl od tvrdší potravy, jako jsou jablka a celer. U větší potravy (např. trsy celeru a ječmene), která se dá rozdělit, může dojít ke kompromisu vlastnictví (Jildmalm et al. 2008). Přestože nebyla statisticky prokázána závislost na formě podávané potravy a jejím sdílením, popřípadě dalšími interakcemi, bylo v mnoha případech vidět, že giboni sdílejí hlávkový salát, který byl převážně podáván vcelku. Tuto skutečnost lze vysvětlit tím, že hlávkový salát se dá dělit na menší kousky, tudíž vlastník potravy nepřišel o celý salát, nýbrž o pouze část potravy. Vyvrácení statistické závislosti na formě potravy mohlo být ovlivněno skutečností, že ne ve všech zoologických zahradách byla podávána potrava v nenakrájené podobě.

6.2 Závislost sdílení potravy na pohlaví

Doposud nebylo sdílení potravy u gibbonů zcela zdokumentováno, většina studií je zastaralých, a nebo se zaměřují hlavně na sdílení potravy mezi rodiči a jejich potomky. Proto se tato práce zaměřuje na sledování různých chovných skupin gibbonů v zoologických zahradách, kde bylo zaznamenáváno veškeré sdílení potravy mezi všemi členy skupiny.

Druhá hypotéza, která se zaměřuje na sdílení potravy v závislosti na sociálních vazbách mezi členy skupiny, měla ukázat, kdo ze skupiny gibbonů bude nejčastěji ochoten sdílet potravu. Statistická analýza ukázala, že samci nesdílejí potravu častěji než dospělé samice. Předpoklad, že samci budou sdílet potravu častěji, vznikl v závislosti na studii od Jaeggi & Van Schaik (2011). Ti tvrdí, že u monogamních druhů mohou samci těžit ze sdílení se svými družkami, pokud se tím zkrátí meziporodní intervaly, a tak se zvýší šance na zplození dalšího potomka. Při absenci takových výhod je pro samce výhodnější si potravu ponechat a nedělit se o ni. Přestože podle statistického vyhodnocení nemělo na sdílení vliv pohlaví jedince, v průběhu sledování docházelo ke sdílení převážně ze strany samce, pokud byl součástí chovné skupiny.

Statistické vyhodnocení této práce a tím i zamítnutí hypotézy, že samci budou sdílet potravu častěji než samice, může být ovlivněno i samotnou definicí, což se ještě dá považovat za sdílení potravy.

Podle Schessler & Nash (1977) je sdílení potravy definováno jako převod obhajitelné potravy z jedince motivovaného k potravě na jiného, s výjimkou krádeže. Krádež je popsána jako chování, které se vyskytuje zjevně proti vůli vlastníka potravy, který může projevit odpor

k tomu, aby mu byla potrava odebrána (Schessler & Nash 1977). Definovat, co se dá považovat ještě jako sdílení a co už se bere jako krádež, je poměrně komplikované, protože každý může danou situaci vyhodnotit subjektivně. Dunbar (1995) tvrdí, že dospělí giboni jsou schopni zabránit tomu, aby si jejich potravu vzali ostatní členové skupiny. Z toho vyplývá, že diskutovaná pozorování přenosu potravy nejsou jen pouhou krádeží, ale dalo by se nazvat sdílením.

V této práci se incidenty, kdy si jeden jedinec převzal potravu od jiného bez toho, aniž by byla učiněna nabídka, byly vyhodnoceny jako krádež. A to i v případech, kdy majitel potravy nijak nereagoval na odcizení potravy. Ve studii od Schessler & Nash (1977) a od Dunbar (1995) by však tento děj byl popsán jako sdílení potravy. Ferrari (1987) tvrdí, že giboni pravděpodobně ojedinele sdílejí potravu dobrovolně. Přesto během pozorování bylo spatřeno sdílení potravy, kdy majitel podal potravu jinému jedinci, nebo si nechal volně odebírat potravu ze svých končetin.

V rámci hodnocení sdílení potravy mezi jedinci ve skupině je vidět, že nejvíce byla potrava sdílena s mláďaty. Ta často majitele potravy obtěžovala a sápla se po daném ovoci nebo zelenině víc než dospělí členové skupiny. Podle autorů Wrangham (1975) a Blurton Jones (1987) je nejčastějším důvodem sdílení potravy mezi jedinci skutečnost, že majitel sdílí potravu s žebrajícím jedincem, aby se vyhnul konfrontaci, která by mohla z případného nesdílení nastat. Je proto možné, že majitel se vzdal potravy, aby předešel obtěžování mláďaty.

Další z teorií, které popisují, proč dospělí jedinci sdílejí potravu s mláďaty, hodnotí Brown et al. (2004) a Feistner & Price (2000). Podle Bowna et al. (2004) sdílejí rodiče se svými potomky potravu za účelem rychlejšího růstu a tím i rychlejšího odstavu, zatímco Feistner & Price (2000) tvrdí, že přenosem potravy z rodičů na potomky se mláďata učí o potravě a jak jí získávat, jedná se o informační hypotézu. Obě hypotézy by se daly pravděpodobně lépe vyhodnotit během sledování gibonů ve volné přírodě. V zoologických zahradách byli totiž sledováni hlavně juvenilní giboni, u kterých by se nutriční hypotéza, která slouží k tomu, aby došlo k rychlejšímu odstavu, nedala použít. Informační hypotéza by nejspíš hrála roli, kdyby gibbonům byla předkládána nová potrava, popřípadě taková, která by byla komplikovaná na zpracování. Vzhledem k tomu, že giboni dostávali hlavně krájenou zeleninu a ovoce, které bylo snadno dostupné, obě tyto hypotézy by se daly vyloučit.

7 Závěr

Cílem práce je zjištění, za jakým účelem dochází ke sdílení potravy v rodinné skupině gibbonů (Hylobatidae) a zdali hraje atraktivita potravy nebo sociální aspekt roli při sdílení potravy.

První hypotéza měla prokázat, zda hraje roli ve sdílení nutriční hodnota potravy. Jelikož tato hypotéza byla statistickou metodou vyvrácena, dá se říci, že energetická hodnota podávaného krmiva nehraje ve sdílení nebo dalších interakcích spojených s potravou roli. Stejně bylo vyhodnoceno, že nehraje roli předkládání krájené či nekrájené potravy. Jediný aspekt, kde vyšla statisticky významná závislost při výběru potravy, je barva ovoce či zeleniny, kdy atraktivitu potravy ovlivnila skutečnost, že daná potrava byla požadována jedinci častěji, a tak mohla ovlivnit potenciální sdílení.

V případě druhé, sociální hypotézy, nebyla zjištěna signifikantní závislost vlivu pohlaví na sdílení potravy. Přesto vlastní pozorování naznačuje, že pokud byl v chovné skupině přítomen samec, opravdu sdílel potravu častěji než samice. Limitem pro statistické vyhodnocení mohlo být i rozdílné složení pozorovaných skupin. Vzhledem k rozdílnosti jednotlivých zoologických zahrad je však velmi obtížné získat vždy identické modely chovných skupin zvířat. Nicméně se zde jedná o dosud prvotní data informující o tomto specifickém chování napříč rody gibbonů, a umožňuje tak nastavit metodiku pro další obdobné studie.

8 Literatura

- Ahsan MF. 1994. Behavioural ecology of the hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*) in Bangladesh. DOI: 10.17863/CAM.31060. Apollo - University of Cambridge Repository.
- Bach TH, Chen J, Hoang MD, Beng KC, Nguyen VT. 2017. Feeding behavior and activity budget of the southern yellow-cheeked crested gibbons (*Nomascus gabriellae*) in a lowland tropical forest. *American Journal of Primatology* **79**:22667.
- Barelli C, Matsudaira K, Wolf T, Roos C, Heistermann M, Hodges K, Ishida T, Malaivijitnond S, Reichard UH. 2013. Extra-pair paternity confirmed in wild white-handed gibbons: Extra-Pair Paternity in Wild Gibbons. *American Journal of Primatology* **12**:1185-95.
- Bartlett TQ, Light LEO. 2017. Gibbon (*Hylobatidae*). Bezanson M et al., editors. The International Encyclopedia of Primatology. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA.
- Berkson G, Schusterman RJ. 1964. Reciprocal food sharing of gibbons. *Primates* **5**:1–10.
- Blurton Jones NG. 1984. A selfish origin for human food sharing: Tolerated theft. *Ethology and Sociobiology* **5**:1–3.
- Blurton Jones NG. 1987. Tolerated theft, suggestions about the ecology and evolution of sharing, hoarding and scrounging. *Social Science Information* **26**:31–54.
- Brandon-Jones D, Eudey AA, Geissmann T, Groves CP, Melnick DJ, Morales JC, Shekelle M, Stewart C-B. 2004. Asian Primate Classification. *International Journal of Primatology* **25**:97–164.
- Brockelman WY. 2009. Ecology and the Social System of Gibbons. *The Gibbons*. Springer New York, New York, NY.
- Brockelman WY, Reichard U, Treesucon U, Raemaekers JJ. 1998. Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**:329–339.
- Brown GR, Almond REA, Bergen Y van. 2004. Begging, Stealing, and Offering: Food Transfer in Nonhuman Primates. *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier. **34**: 265–295
- Brown K, Mack DS. 1978. Food Sharing among Captive *Leontopithecus rosalia*. *Folia Primatologica* **29**:268–290.
- Chivers DJ, Raemaekers JJ. 1980. Long-Term Changes in Behaviour. *Malayan Forest Primates*. Springer US, Boston, MA.
- Chivers DJ, Wood BA, Bilsborough A, Primate Society of Great Britain, Anatomical Society of Great Britain and Ireland, editors. 1984. Food acquisition and processing in primates. Plenum Press, New York.

- Clarke E, Reichard UH, Zuberbühler K. 2015. Context-specific close-range “hoo” calls in wild gibbons (*Hylobates lar*). *BMC Evolutionary Biology* **15**:56.
- Corp N, Byrne RW. 2002. Leaf Processing by Wild Chimpanzees: Physically Defended Leaves Reveal Complex Manual Skills. *Ethology* **108**:673–696.
- Dunbar RIM. 1995. The mating system of callitrichid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. *Animal Behaviour* **50**:1057–1070.
- Elder AA. 2009. *Hylobatid Diets Revisited: The Importance of Body Mass, Fruit Availability, and Interspecific Competition*. The Gibbons. Springer New York, New York, NY.
- Feistner ATC, Price EC. 2000. Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). *American Journal of Primatology* **52**:47–54.
- Fernandez-Duque E, Rotundo M, Ramirez-Llorens P. 2002. Environmental Determinants of Birth Seasonality in Night Monkeys (*Aotus azarai*) of the Argentinean Chaco. *International Journal of Primatology* **23**:639–656.
- Ferrari SF. 1987. Food Transfer in a Wild Marmoset Group. *Folia Primatologica* **48**:203–206.
- Fischer JO, Geissmann T. 1990. Group harmony in gibbons: Comparison between white-handed gibbon (*Hylobates lar*) and siamang (*H. syndactylus*). *Primates* **31**:481–494.
- Fleagle JG. 2013. *Primate adaptation and evolution*. Third edition. Elsevier/Academic Press, Amsterdam.
- Fruth B, Hohmann G. 2002. *How bonobos handle hunts and harvests: why share food? Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos*, 1st edition. Cambridge University Press.
- Gautier-Hion A et al. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* **65**:324–337.
- Geissmann T. 1991. Reassessment of age of sexual maturity in gibbons (*hylobates* spp.). *American Journal of Primatology* **23**:11–22.
- Gittins SP, Raemaekers JJ. 1980. *Siamang, Lar and Agile Gibbons*. Malayan Forest Primates. Springer US, Boston, MA.
- Grether GF, Palombit RA, Rodman PS. 1992. Gibbon foraging decisions and the marginal value model. *International Journal of Primatology* **13**:1–17.
- Hikami K, Hasegawa Y, Matsuzawa T. 1990. Social transmission of food preferences in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) after mere exposure or aversion training. *Journal of Comparative Psychology* **104**:233–237.

- Jaeggi AV, Gurven M. 2013. Reciprocity explains food sharing in humans and other primates independent of kin selection and tolerated scrounging: a phylogenetic meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**:20131615.
- Jaeggi AV, Stevens JMG, Van Schaik CP. 2010. Tolerant food sharing and reciprocity is precluded by despotism among bonobos but not chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology* **143**:41–51.
- Jaeggi AV, van Noordwijk MA, van Schaik CP. 2008. Begging for information: mother–offspring food sharing among wild Bornean orangutans. *American Journal of Primatology* **70**:533–541.
- Jaeggi AV, Van Schaik CP. 2011. The evolution of food sharing in primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**:2125–2140.
- Jildmalm R, Amundin M, Laska M. 2008. Food Preferences and Nutrient Composition in Captive White-handed Gibbons *Hylobates lar*. *International Journal of Primatology* **29**:1535–1547.
- Kim S, Lappan S, Choe JC. 2012. Responses of Javan Gibbon (*Hylobates moloch*) Groups in Submontane Forest to Monthly Variation in Food Availability: Evidence for Variation on a Fine Spatial Scale: Gibbon Responses to Food Availability. *American Journal of Primatology* **74**:1154–1167.
- Koenig A. 2002. Competition for Resources and Its Behavioral Consequences Among Female Primates. *International Journal of Primatology* **23**:759–783.
- Kuroda S. 1984. Interaction over Food among Pygmy Chimpanzees. *The Pygmy Chimpanzee*. Springer US, Boston, MA.
- Loy J. 1974. The predatory behavior of wild chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology* **41**:170–171
- McConkey KR, Ario A, Aldy F, Chivers DJ. 2003. Influence of Forest Seasonality on Gibbon Food Choice in the Rain Forest of Barito Ulu, Central Kalimantan. *International Journal of Primatology* **24**:19–32.
- Miller Sophie. 2010. Husbandry Manual for Whitet-handed Gibbon *Hylobates lar*. Western Sydney Institute of TAFE, Richmond.
- Mitani JC, Watts DP. 2001. Why do chimpanzees hunt and share meat? *Animal Behaviour* **61**:915–924.
- Mootnick A. 1997. Management of gibbons *Hylobates* spp at the International Center for Gibbon Studies, California: with a special note on Pileated gibbons *Hylobates pileatus*. *International Zoo Yearbook* **35**:271–279.
- Mootnick A, Groves C. 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.
- Nettelbeck AR. 1998. Observations on Food Sharing in Wild Lar Gibbons (*Hylobates lar*). *Folia Primatologica* **69**:386–391.
- Nicholson A. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* **2**:9.
- Nishida T, Turner LA. 1996. Food transfer between mother and infant chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *International Journal of Primatology* **17**:947–968.
- Raemaekers J. 1978. Changes through the Day in the Food Choice of Wild Gibbons. *Folia Primatologica* **30**:194–205.
- Ramos-Elorduy J, Moreno JMP, Prado EE, Perez MA, Otero JL, de Guevara OL. 1997. Nutritional Value of Edible Insects from the State of Oaxaca, Mexico. *Journal of Food Composition and Analysis* **10**:142–157.
- Rapaport LG, Brown GR. 2008. Social influences on foraging behavior in young nonhuman primates: Learning what, where, and how to eat. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **17**:189–201.
- Robbins D, Chapman CA, Wrangham RW. 1991. Group size and stability: Why do gibbons and spider monkeys differ? *Primates* **32**:301–305.
- Rose LM. 1997. Interspecific Interactions Between *Cebus capucinus* and Other Species: Data from Three Costa Rican Sites. *International Journal of Primatology* **18**:727–765.
- Ross C, MacLarnon A. 2000. The Evolution of Non-Maternal Care in Anthropoid Primates: A Test of the Hypotheses. *Folia Primatologica* **71**:93–113.
- Rowe N. 1996. *The pictorial guide to the living primates*. Pogonias Press, East Hampton, N.Y.
- Ruiz-Miranda CR, Kleiman DG, Dietz JM, Moraes E, Grativol AD, Baker AJ, Beck BB. 1999. Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *American Journal of Primatology* **48**:305–320.
- Schessler T, Nash LT. 1977. Food sharing among captive gibbons (*Hylobates lar*). *Primates* **18**:677–689.
- Silk JB. 1978. Patterns of Food Sharing among Mother and Infant Chimpanzees at Gombe National Park, Tanzania. *Folia Primatologica* **29**:129–141.
- Starin ED. 1978. Food Transfer by Wild Till Monkeys (*Callicebus torquatus torquatus*). *Folia Primatologica* **30**:141–151.

- Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**:291–309.
- Teleki G. 1973. The predatory behavior of wild chimpanzees. Bucknell University Press, Lewisburg.
- Trivers RL. 1974. Parent-Offspring Conflict. *American Zoologist* **14**:249–264.
- Ueno A, Matsuzawa T. 2004. Food transfer between chimpanzee mothers and their infants. *Primates* **45**:231–239.
- van de Waal E, Borgeaud C, Whiten A. 2013. Potent Social Learning and Conformity Shape a Wild Primate's Foraging Decisions. *Science* **340**:483–485.
- van Noordwijk MA, van Schaik CP. 2009. Intersexual food transfer among orangutans: do females test males for coercive tendency? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63**:883–890.
- Van Schaik CP, Janson CH. 1988. Recognizing the Many Faces of Primate Food Competition: Methods. *Behaviour* **105**:165–186.
- Waterman PG. 1984. Food Acquisition and Processing as a Function of Plant Chemistry. *Food Acquisition and Processing in Primates*. Springer US, Boston, MA.
- Wiessner PW, Schiefenhövel W, editors. 1996. Food and the status quest: an interdisciplinary perspective. Berghahn Books, Providence.
- Wolovich CK, Feged A, Evans S, Green SM. 2006. Social patterns of food sharing in monogamous owl monkeys. *American Journal of Primatology* **68**:663–674.
- Wrangham RW. 1975. Behavioural ecology of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania.
- Yi Y, Kim Y, Hikmat A, Choe JC. 2020. Information transfer through food from parents to offspring in wild Javan gibbons. *Scientific Reports* **10**:714.
- Zuberbühler K, Byrne RW. 2006. Social cognition. *Current Biology* **16**:786–790.