

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vokální reakce gibbonů (čeleď Hylobatidae) na maketu
hada**

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Sára Lukšíková

Obor studia: Zájmové chovy zvířat

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

© 2022 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Vokální reakce gibbonů (čeleď Hylobatidae) na maketu hada" 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 neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 13. 4. 2022

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu, Ing. Michalovi Hradcovi, Ph.D., za cenné rady, připomínky, pozitivní přístup a účast při sběru dat. Rovněž bych chtěla poděkovat Ing. Petře Bolechové, Ph.D. za pomoc při realizaci experimentů. Zároveň děkuji vedení zoologických zahrad v Jihlavě, Liberci a Olomouci za ochotu, umožnění provedení výzkumu a za poskytnutí důležitých informací. Také děkuji svému kolegovi, Bc. Petrovi Cibulkovi, za pomoc a asistenci při psaní této diplomové práce. V neposlední řadě děkuji svým nejbližším za podporu a přízeň po celou dobu studia.

Vokální reakce gibbonů (čeleď Hylobatidae) na maketu hada

Souhrn

Některé druhy gibbonů jsou na základě studií ve volné přírodě schopny produkce tzv. poplašného volání, pokud se dostanou do kontaktu s predátorem. Reakce gibbonů žijících v lidské péči na predátory jsou však neznámé. Tato diplomová práce byla pilotní studií hledající optimální metodologii k budoucím studiím týkajících se poplašného volání a mimiky u gibbonů v lidské péči na vizuální modely predátorů. Výzkum byl prováděn v českých zoologických zahradách, konkrétně v Jihlavě, Liberci a Olomouci. Předmětem experimentu byla vokální reakce na maketu hada, dále byla použita maketa ptáka a banán. Makety byly předkládány ve dvou polohách – ve stabilní poloze a v pohybu. Bylo předpokládáno, že intenzivnější reakci bude způsobovat pohyb makety. Dále byly zaznamenány mimické projevy, které se během prezentace maket vyskytly.

Dle výsledků skutečně vyvolala nejvíce intenzivní vokalizaci maketa hada v pohybu. Rovněž bylo zjištěno, že jsou některé druhy mimiky specifické pro určitou maketu. Rozličná byla mimika i v případě rozdílných poloh. Vzhledem k malému množství dat je exprese těchto projevů včetně vokálních reakcí velmi obtížné interpretovat. Rozmanitost projevů by mohla odkazovat na schopnost predátory rozlišovat, což bylo zpozorováno u několika druhů primátů.

Budoucí studie by při větším množství dat mohly vyvodit souvislosti mezi vokalizací, mimikou a počtem jedinců ve skupině, sociální strukturou, původem zvířat (zdali pocházejí z volné přírody nebo jsou v zoo narozeni), věkovým zastoupením, výskytem mláďete ve skupině nebo zjistit, jestli jsou některé projevy druhově či pohlavně specifické a zda je při opakovaném sběru dat přítomna habituace.

Klíčová slova: primáti, giboni, vokalizace, poplašné volání, predátor

Vocal response of gibbons (family Hylobatidae) to a snake model

Summary

Based on studies in the wild, some gibbon species are capable of producing an alarm call if they come into contact with a predator. However, the responses of gibbons to predators in captivity are unknown. This thesis was a pilot study seeking an optimal methodology to guide future studies on alarm calls and mimics of gibbons born in captivity responding to visual models of predators. The research was conducted in Czech zoos, specifically in Jihlava, Liberec and Olomouc. The subject of the experiment was gibbon's vocal response to a snake model, other than that, bird model and a banana were used. Those models were presented in two forms, in a stable position and in motion. It was hypothesized that the more intense response would be caused by the movement of the model. Furthermore, the facial expressions that occurred during the presentation of the models were recorded.

According to the results, the snake model in motion elicited the most intense vocalization, indeed. It was also found that some types of mimics were unique to a particular model. Those mimics seemed different depending on the movement of the model. Due to the small amount of data, the expression of these reactions, including vocal responses, are very difficult to interpret. The diversity of expressions could refer to the ability to differ predators, which has been observed in several primate species in the past.

Future studies could, with more data, infer relationships between vocalizations and facial expressions, furthermore the number of individuals in a group, their social structure, the origin of the animals (whether they are from the wild or zoo-born), age diversity, the presence of a juvenile in the group, or determine whether some expressions are species- or sex-specific and whether habituation is present in repeated data collection.

Keywords: primates, gibbons, vocalization, alarm call, predator

Obsah

1 Úvod	7
2 Vědecká hypotéza a cíle práce	8
3 Literární rešerše	9
3.1 Čeleď Hylobatidae	9
3.2 Vokalizace gibbonů	11
3.2.1 Samičí zpěvy	12
3.2.2 Samčí zpěvy	13
3.2.3 Duety	14
3.3 Referenční vokalizace gibbonů	15
3.3.1 Alarm call	15
3.3.1.1 „Hoo“ call a separační volání	20
3.4 Mimické projevy	21
4 Metodika	23
4.1 Etické prohlášení	23
4.2 Subjekty	23
4.3 Sběr a analýza dat	25
4.4 Statistická analýza	26
5 Výsledky	28
5.1 Vokalizace	28
5.2 Mimika	30
6 Diskuze	32
7 Závěr	35
8 Literatura	36
9 Samostatné přílohy	I

1 Úvod

Giboni jsou malí lidoopi Indomalajské oblasti, kde obývají část malajského souostrovní a poloostrov Zadní Indie. Samci i samice produkují hlasité zpěvy, které jsou druhově specifické a mohou být kombinované v duety. Tyto projevy mohou sloužit k obraně teritoria, u duetů se předpokládá upevňování párových vazeb (Geissmann & Orgeldinger 2000), přesné funkce jsou stále předmětem výzkumu. Zpěvy jsou obvykle produkovány v brzkých ranních hodinách, u samců některých druhů může ale dojít k produkci sólového zpěvu kolem soumraku či po setmění (Geissmann 2002). Samičí zpěv se nazývá great call. Podle Cheyne (2007) může být tato vokalizace spojována s vyháněním ostatních samic z teritoria nebo s odloučením samice od partnera. Samičí zpěvy jsou v porovnání se samčími jednodušší.

Ze studií prováděných v přírodě je známo, že se u gibbonů lar (*Hylobates lar* Linnaeus, 1771) a gibbonů hainanských (*Nomascus hainanus* Thomas, 1892) objevují akustické signály, které produkují, pokud odhalí predátora, např. dravce, kočkovitou šelmu nebo hada (Clarke et al. 2006, 2015; Deng et al. 2019). Tyto vokalizační projevy jsou definované jako poplašná volání (tzv. alarm cally) a kromě primátů se vyskytují i u jiných skupinově žijících savců. Zvířata tak varují ostatní členy skupiny před ohrožením, nebo ovlivňují predátorovu pozornost.

U gibbonů v lidské péči však studie zkoumající jejich vokální reakce na přítomnost predátora zatím realizovány nebyly. Popsané jsou například behaviorální reakce na živého hada či jeho maketu u laboratorních makaků rhesus (*Macaca mulatta* Zimmermann, 1780). Byly porovnávány s reakcí makaků žijících v přírodě, přičemž makakové chování v laboratoři vykazovali oproti volně žijícím velmi mírné reakce (Mineka et al. 1980). Z hlediska zvukového projevu bylo zjištěno, že makakové produkují intenzivnější vokalizaci na maketu hada v pohybu než na maketu, která se nepohybuje (Etting et al. 2014). V souvislosti s maketami predátorů rovněž nebyly zkoumány projevy mimiky. Předpokládá se, že pro gibony není mimika důležitá tak moc, jako vokální projevy, jelikož žijí v hustých lesích, kde není okolí tak dobře viditelné (Liebal 2004). Studie Scheider et al. (2016) však prokázala, že giboni jako komunikační signály obličejové výrazy využívají.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Hypotéza: Giboni budou intenzivněji a rychleji reagovat na pohybující se maketu hada než na nepohybující se maketu hada.

Cílem práce bylo zjistit, zda giboni v lidské péči vokálně reagují na maketu predátora (hada). Rovněž bylo předpokládáno, že giboni budou spíše reagovat na maketu predátora než na kontrolní maketu (krabice, banán).

3 Literární rešerše

3.1 Čeleď Hylobatidae

Giboni (čeleď gibbonovití, Hylobatidae) jsou arboreální primáti tropických a poloopadavých lesů (Mootnick 2006). Rozšíření jsou ve volné přírodě od východu řeky Brahmaputra v severovýchodní Indii po Wallaceovu linii v jihovýchodní Asii (Geissmann 1995). Obývají východní Bangladéš přes Barmu, jih Číny, Laos, Vietnam, Kambodžu, Thajsko, Malajský poloostrov, Jávu a Borneo (viz Příloha 1). Žijí v párech či malých skupinách, obvykle s monogamním reprodukčním systémem (Mootnick 2006; Trivedi et al. 2020), ačkoli extrapárová kopulace či polyandrie není vyloučena (Clarke et al. 2012). Ve skupinách bývá dva až šest členů. Zpravidla se jedná o rodičovský pár a dospělé, subadultní či juvenilní potomky nebo kojence (Barlett 2007). Potomci samčího i samičího pohlaví setrvávají v těchto skupinách až do dospělosti, poté se rozprchnou (Reichard & Barelli 2008) často do oblastí přilehajících rodičovskému home range (Savini et al. 2009). V důsledku toho mohou sousedící skupiny mnohdy zahrnovat blízce příbuzné jedince (Lappan 2007) a dle Clarka et al. (2012) z toho následně i benefitovat (např. produkce hlasitého alarm callu při spatření predátora, viz podkapitola 3.3.1).

Na základě molekulárních odhadů začal nezávislý vývoj malých asijských primátů asi před 16 miliony let, tedy na počátku miocénu (Thinh et al. 2010). Navzdory rozdílům mezi studiiem používajícími odlišné molekulární markery a vzorky k osvětlení původu asijských lidoopů se zdá shodné, že původ spadá do raného až středního miocénu s prvním odhadovaným výskytem na konci oligocénu před 26 miliony lety (Matsui et al. 2009).

Gibbonovití jsou primáti starosvětští řadící se do infrařádu úzkonosí neboli Catarrhini (Dirks 2003). Tato čeleď představuje sesterskou linii čeledi Hominidae, kam patří lidoopi a lidé, a spojení obou čeledí tvoří nadčeleď Hominoidea (hominoidi). Giboni sdílejí s hominoidy několik synapomorfních znaků, kterými jsou např. široký hrudník, dlouhé hrudní končetiny a klíční kosti, dorzálně položené lopatky, zkrácená bederní páteř a zakrnělý ocas, dále pažní kost s cívkovitou vnitřní kladkou a v porovnání s ostatními druhy primátů vyšší počet křížových obratlů (Fleagle 1999; Geissmann 2003).

V rámci nadčeledi Hominoidea mají gibbonovití největší počet druhů. Současná taxonomie definuje 4 rody (*Hoolock*, *Hylobates*, *Nomascus*, *Symphalangus*) s 20 druhy (viz Příloha 2). Tradičně jsou giboni a siamangové ve srovnání s čeledí Pongidae označovány jako malí hominoidi. Zástupci Pongidae, tedy orangutani (rod *Pongo*), gorily (rod *Gorilla*) a šimpanzi (rod *Pan*), mají oproti gibonům mnohem větší tělesný rámec a výraznější pohlavní dimorfismus (Zihlman 2011).

Schultz (1933) rozpoznal 2 rody gibbonovitých: *Hylobates* a *Symphalangus*, a kombinací informací o proměnných lebky, kostry a tělesné hmotnosti popsal rod *Hylobates* jako „tělesně menší“ a rod *Symphalangus* jako „tělesně větší“. Studie karyotypů v 60. a 70. letech 20. století potvrdily mezi těmito rody genetické rozdíly v počtu jejich chromozomů (viz Tabulka 1), a to 50 u siamangů a 44 u rodu *Hylobates* (Bender & Chu 1963; Chiarelli 1972). *Nomascus*, kdysi zahrnutý s *Hylobates* jako *concolor* (Cronin et al. 1984), má chromozomů 52 (Wurster & Benirschke 1969). Gibon hulok (*Hoolock hoolock* Harlan, 1834) byl s 38 chromozomy na

základě fosílie nejprve umístěn do samostatného podrodu zvaného *Bunopithecus* (Prouty et al. 1983) a později povýšen na úroveň rodu s označením *Hoolock* (Mootnick & Groves 2005).

Tabulka 1: Počet chromozomů u jednotlivých rodů čeledi Hylobatidae (Zihlman 2011).

rod	počet chromozomů
<i>Hoolock</i>	38
<i>Hylobates</i>	44
<i>Nomascus</i>	52
<i>Symphalangus</i>	50

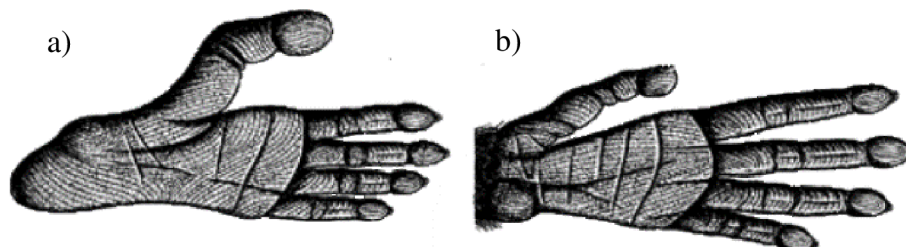
Evoluce gibonů odráží překonávání drsnějších a chladnějších klimatických podmínek severnějších zeměpisných šířek a v porovnání s hominoidy větší ekologickou toleranci. Během období pleistocenního zalednění se giboni diverzifikovali na jih podél zbývajících nebo obnovených lesních koridorů, a následně kolonizovali veškerý obyvatelný les až k Jávě a Mentavajským ostrovům, kde byli schopni přežít i po rozpadu pevniny. Oproti pomalejší evoluci hominoidů (Reichard & Barelli 2008) giboni vykazují pozoruhodnou adaptabilitu. Reichard et al. (2016) definují adaptaci hylobatidů třemi základními směry: dokonalá lokomoce hrudní končetiny nebo brachiace, redukce velikosti skupin na 2-6 dospělých jedinců a zmenšení velikosti těla.

Ačkoli je schopnost pohybu ručkováním u primátů známá (Fleagle 2013), pouze u gibbonovitých je přítomné bimanuální zavěšení. Hrudní končetina plně podpírá více než 50 % tělesné hmotnosti, mají prodloužený loketní kloub a brachium (část mezi ramenním a loketním kloubem) plně abdukované a tato pozice se stává dominantním pozičním repertoárem (Fleagle 1976; Cannon & Leighton 1994). Lokomoce je realizována ricochetální brachiací (viz Obrázek 1), pomocí které se hrudní končetiny při pohybu vpřed nedotýkají nepřetržitě substrátu, na kterém je zvíře zavěšeno (Hunt et al. 1996). Vývoj této brachiace byl pravděpodobně progresivní milníkovou adaptací gibbonů pro přežití během miocénu. Nejen, že se snížil výdej energie při pohybu, ale také mohli giboni konkurovat hominoidům při sběru ovoce (Reichard et al. 2016). Carbone et al. (2014) prokázali, že geny, jejichž funkce souvisí s anatomickou speciací spojenou s brachiací (delší paže, silnější flexory ramenního a loketního kloubu; Michilsens et al. 2009), a největší mobilita ramene kraniodorzálním směrem ze všech primátů (Chan 2008) prošly pozitivní selekcí ještě před rozdělením gibbonovitých do čtyř rodů.



Obrázek 1: Schéma brachiace u *Hylobates lar*, fotografická série Eimerl & DeVore 1969 (Geissmann 2000).

Články prstů hrudních i pánevních končetin jsou protáhlé a zakřivené. První prst je dlouhý a značně oddělený od palmární a plantární oblasti (viz Obrázek 2). Specifitou siamangů je srůst druhého a třetího prstu pánevních končetin pomocí pojivové tkáně (syndaktylie). Vzácně se objevuje i u jiných druhů gibbonů, ale spoj bývá méně rozsáhlý (Geissmann 2000).



Obrázek 2: Nákres chodidla (a) a dlaně (b) gibona lar (Geissmann 2000).

Sociální systém hominoidů je rozmanitý od solitérních jedinců (orangutani) přes skupiny starších samců (gorily; Grueter et al. 2012). Giboni jsou svým sociálním systémem jedineční, typicky sestává z monogamních teritoriálních párů (Brockelman 2009) a jednoho až tří nedospělých potomků (Brockelman et al. 1998). Skupiny gibbonů žijí na územích o rozloze přibližně 20 – 40 ha. Dospělci brání své teritorium zejména před ostatními gibony stejného pohlaví (Geissmann 2000). Dle Brockelmana et al. (2014) by měl výběr menších teritorií vést k efektivnějšímu hledání potravy a snadnější obraně.

3.2 Vokalizace gibbonů

Giboni jsou dobře známí svou vysoce komplexní vokalizací. Navzdory desítkám let výzkumu i u jiných čeledí primátů (Winter et al. 1966) je známo stále málo o kauzálních mechanismech, které jsou základem jejich produkce, a o jejich přesných funkcích (Cheney & Seyfarth 2018). Samci i samice produkují hlasité druhově specifické zpěvy, které mohou být kombinované v duety. Samičí zpěvy jsou zpravidla složené z krátkých repetitivních sérií a oproti samčím bývají stereotypní. Vokalizačním projevům gibbonů je přisuzováno mnoho funkčních rolí s důrazem na přitažlivost partnera a obranu území, avšak důkazy těchto tvrzení umožňují alternativní výklad (Cowlshaw 1992).

Odlišných akustických vzorů je u primátů dosaženo manipulací s hlasovým ústrojím včetně plic a plicního aparátu jako zdroje energie, hrtanu pro vydávání zvuku a jazyku, čelistí a rtů pro zvukovou modelaci. Někteří primáti vykazují anatomické modifikace sloužící k produkci typických vokalizací. Příkladem mohou být vřešťani rodu *Alouatta*, kteří mají zvětšený a upravený hyolaryngeální komplex (jazykové svaly, hrtanové chrupavky a svaly, které jsou součástí jazyky a hrtanu, včetně svalu štítojazykového) přispívající k produkci hlučné nízkofrekvenční vokalizace (Dunn et al. 2015). U siamangů je přítomen velký vokální vak, který se otevírá do hrtanové dutiny těsně nad hlasivkami a nafukuje se těsně před voláním. S nejvyšší pravděpodobností slouží k zesílení zvuku, nikoli k jeho úpravě (Nishimura 2018). Melodických volání gibbonů je dosahováno vibracemi hlasivek a jsou filtrovány rezoncencemi supralaryngeálního (nadhrtanového) vokálního traktu (Koda et al. 2012). Vznášající vibrace

provádí topologické změny tohoto filtru (zřejmě zkrácením jeho délky nebo otevřením ústního otvoru) a dochází ke zvýšení první rezonanční frekvence a udržení formantu. Tohoto mechanismu je spíše docíleno pomocí nervové regulace činnosti periferních složek vokálního aparátu než mechanickým spojením mezi nimi (Nishimura 2018).

Giboni mají tendenci zpívat v časných ranních hodinách. Studie Clinka et al. (2020) prokázala, že se zpěvy vyskytují v mnohem menší míře po deštivých nocích, celkově déšť působí na jejich produkci velmi negativně. Související příčinou mohou být zvýšené energetické náklady na termoregulaci (Gillooly & Ophir 2010), jelikož srážky patrně korelují s nižšími okolními teplotami, zhoršené podmínky k přenosu zvuku (Lengagne & Slater 2002) nebo behaviorální reakce na chladno a vlhko (Link et al. 2011).

3.2.1 Samičí zpěvy

Samice gibbonů produkují dlouhou stereotypní vokalizaci s názvem „great call“, která je produkována během duetů (viz podkapitola 3.2.3), v rámci teritoriality zejména jako prostředek vyhánění ostatních samic z teritoria (Cheyne 2007), nebo například během odloučení samice od partnera. Great call se táhne hustým lesem až kilometr daleko, což je mnohdy delší než diametr home range (Terleph et al. 2015). Typicky se skládají z 6 – 80 poznámek zpívaných po dobu 7 – 30 sekund v závislosti na druhu. Standardně předchází prvnímu great callu variabilní, ale jednoduchá „úvodní sekvence“. Další sekvence je vložena mezi jednotlivé great cally a sestává z krátkých, variabilních frází nazývaných „samičí krátké fráze“. Sekvenční dráha celého volání má proto podobu ABCBCBC..., přičemž A je úvodní sekvence, která je přítomna pouze jednou a v průběhu volání se již neopakuje, B je vlastní great call s délkou zhruba 2 minut (Geissmann 1995) a C je sekvence „samičích krátkých frází“ (Cowlshaw 1992; Geissmann 1995). Výjimku z tohoto pravidla tvoří giboni rodu *Nomascus*, kde samičí zpěvy zahrnují pouze great call (nebo přerušovaný great call) a nejsou zde známe žádné ekvivalenty úvodní nebo vložené sekvence (Haimoff 1984).

Pro gibony lar je great call nejvíce stereotypní frází samičího repertoáru. Vysoké slabiky se vždy objevují mezi ostatními dlouhými slabikami a nikdy nenásledují jiné vysoké slabiky. Rovněž mají tendenci spíše následovat než předcházet slabiky, které mají stoupající frekvenci nebo jsou na vysoké frekvenci udržovány (Terleph et al. 2015). Také bylo zjištěno, že frekvence klimaxu (vyvrcholení) u tohoto druhu souvisí s fyzickou kondicí. Mladší zvířata (kolem 12 let) produkují klimax o vyšší frekvenci než zvířata starší (kolem 27 let; Terleph et al. 2016). Samičí zpěvy gibbonů stříbrných (*Hylobates moloch* Audebert, 1798) obsahují 2 odlišné akustické komponenty. Great call frází a samostatné „wa“ slabiky a jejich fráze, které jsou produkovány před, po a mezi great cally. Zároveň má great call 3 fáze. První je předtrylková se dvěma nebo třemi dlouhými stoupajícími slabikami, druhá je samotným trylkem skládajícím se z postupně stoupajících a klesajících poznámek a třetí je fáze ukončení great callu, která je velmi variabilní (Dallmann & Geissmann 2001). Great call gibbonů zlatolících (*Nomascus gabriellae* Thomas, 1909) má typicky 5 – 13 slabik, které se rozdělují na „oo“ a „bark“ slabiky a „twitter“ část (Konrad & Geissman 2006).

Vokalizace během juvenilního a adolescentního období nejsou příliš vyztřelé a neobsahují výrazné akustické struktury great callu. Základní druhově specifický vzorec great callu je plně vyvinut přibližně v 6 letech, tedy začátkem subadultní periody. Subadultní dcery se pravidelně

s matkou zapojují do společných great call interakcí. Tyto interakce pravděpodobně pro nedospělé dcery představují příležitost k získání a vývoji jejich great callu (Merker & Cox 1999; Koda et al. 2013). Například matky a dcery gibbonů tmavorukých (*Hylobates agilis* F. Cuvier, 1821) vykazují v akustických vzorech společných zpěvů značné variace. Současně bylo zjištěno, že matky ve zpěvech s dcerami přizpůsobují písňě stereotypnějšímu vzorci, než když zpívají sami (Koda et al. 2013).

Great call nedospělých jedinců je však výjimečně pozorován i u samců. Toto vokální chování zmiňuje studie Kody et al. (2014), kdy nedospělí samci gibona lara a gibona tmavorukého jasně produkovali great call společně s matkou. Hradec et al. (2016) zaznamenali produkci great callu u juvenilního samce gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys* Ogilby, 1840) v lidské péči. Duet byl vždy iniciován matkou a syn se snažil napodobit strukturu jejího volání. Z celkového počtu 163 nahrávek great callu doprovázel syn matku ve 157 případech. Stejně tak byl great call zaznamenán v duetu s matkou u juvenilních a adolescentních (nedospělých, od 2 do 5 let věku) samců gibona zlatolícího. Parametry jejich volání však, s výjimkou výskytu koncové části great callu (twitter), nebyly tak komplexní jako u dospělých samic. „Twitter“ se u juvenilních samců téměř nevyskytoval, ale u adolescentních byl běžný. Great call se u nedospělých samců po celou dobu vývoje nevyvinul v dospělou formu tohoto volání tak, jak je tomu u samic (Hradec 2017).

Podle Burnse et al. (2011) začínají samci dospívat kolem pátého roku života a proces trvá nejméně do věku 7 let. V této fázi mají samci tendenci zůstávat matkám blíž, jelikož vůči nim otec vyvíjí agresí. Produkce great callu juvenilních a adolescentních synů by proto mohla posilovat rodinné vazby a zároveň předávat otci informace o statusu nedospělosti. Protože jsou giboni teritoriální a zpěvy jiných samců vyvolávají agresivní chování, může být produkce samičí vokalizace způsob, jak mohou být nezralí samci tolerováni dospělými během účasti na skupinových vokalizacích a procvičování svých vokalizačních schopností. K odhalení vzorců a mechanismů hlasové ontogeneze jsou však potřeba další, podrobnější studie.

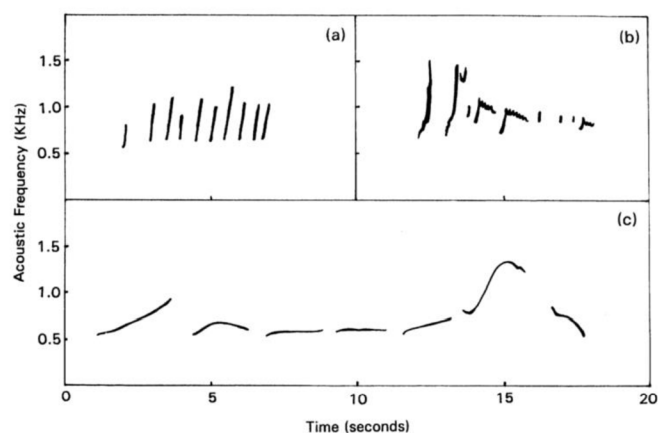
3.2.2 Samčí zpěvy

Obvyklá denní doba, kdy samci produkují sólové zpěvy, se dá rozdělit do dvou kategorií. Za tmy před svítáním (*H. agilis*, *H. klossii* Miller, 1903, *H. moloch*, *H. muelleri* Martin, 1841), která u druhů produkujících duety začíná 1 – 3 hodiny před jeho produkcí, a kolem soumraku (*H. lar*) nebo 2 – 3 hodiny po setmění (*H. pileatus*; Geissmann 2002). Samčí zpěvy jsou zpravidla spletítymi sériemi, které mohou být modulovány do delších souborů (viz Obrázek 3) a jsou mnohem složitější než samičí.

Stejně jako u zpěvů samičích, odráží se zde druhová rozdílnost. Zvukové spektrum soliterních gibbonů hainanských sestává ze tří až pěti dlouhých frekvenčně modulačních slabik. Samci v rodinných skupinách kromě frekvenčně modulačních slabik opakují jednoduché vzorce, které se skládají z jedné až tří krátkých podobných slabik. Časová délka frekvenční modulace soliterních samců je kratší než u samců ve skupině, zároveň je zkrácena i kompletní délka zpěvu (Deng et al. 2014). Sólové zpěvy gibbonů Müllerových začínají krátkými a poměrně jednoduchými slabikami, které postupně vedou k propracovaným frázím s výskytem trylkování (Haimoff 1985). Tento obecný vzorec je téměř identický u gibbonů tmavorukých (Haimoff 1984), gibbonů stříbrných (Haimoff 1983) a gibbonů malých (Tenaza 1976, Whitten 1984).

S dosaženou výškou sólových zpěvů dospělých samců souvisí hladina androgenů v těle. Tuto hypotézu potvrdili Barellová et al. (2013) u gibbonů lar. Výsledky analýzy vzorků trusu spolu s analýzou zvukových nahrávek ukazují nejen vokalizační interspecifitu, ale také značnou korelaci mezi hladinou androgenů a vokální výškou. Samci s vyšší hladinou androgenů produkovali delší a vyšší zpěv než samci s nižší hladinou. Vzorky pocházely od zvířat ve věkovém rozmezí 8 – 25 let (dospělí) a od 25 let (senioři). Při porovnání těchto věkových skupin bylo zjištěno, že senioři mají délku volání kratší.

Tento vztah je přesným opakem toho, co je známo u lidí o vlivu testosteronu na mužský hlas – čím vyšší je hladina testosteronu v lidském těle, tím je hlas hlubší (Dabbs & Mallinger 1999).



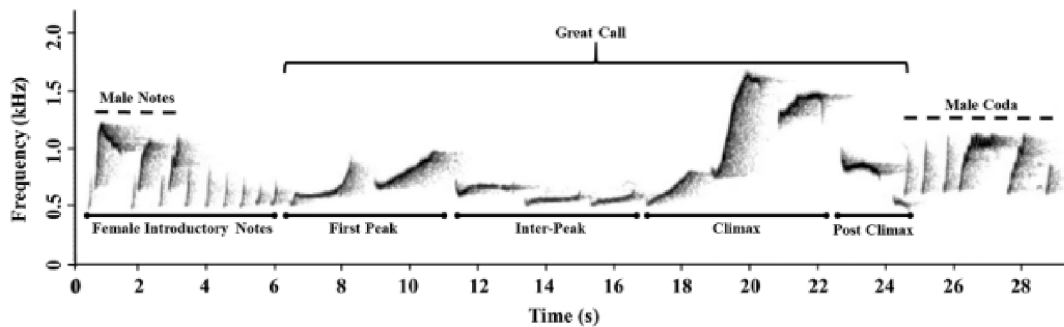
Obrázek 3: Porovnání samčích (a - jednoduché, b - komplexní) a samičích (c) zpěvů (Raemaekers et al. 1984)

3.2.3 Duety

Duety neboli vokalizace mezi dvěma jedinci se kromě gibbonovitých vyskytují u hmyzu (Bailey 2003), žab (Tobias et al. 1998), ptáků (Hall 2004) a savců (Neff 2019). U nehumánních primátů jsou to zástupci nártounů (Burton & Nietsch 2010), titiů (Müller & Anzenberger 2002) a některých čeledí lemurů, např. Indriidae (Tecot et al. 2016) a Lepilemuridae (Méndez-Cárnedas & Zimmermann 2009). Ačkoli je přesná funkce duetů u primátů stále předmětem výzkumu, předpokládá se, že jsou projevem teritoriality (Cowlshaw 1992) nebo pomocí nich utužují párové vazby (Geissmann & Orgeldinger 2000). Vzhledem k tomu, že se duety často přenášejí přes více teritorií, je možné, že poskytují informace o stavu skupiny a identitě (Clink et al. 2020).

Jejich skladbou je samičí great call charakteristicky zakončený krátkou samčí frází (coda). Kombinace těchto dvou vzorců se nazývá „great call sekvence“. Typický je rovněž začátek zpěvu krátkými samčími frázemi (včetně samičích nebo bez nich), který je následovaný great callem. Great call fráze obvykle sestává ze sérií dlouhých slabik a její hlasitost a frekvence se postupně zvyšuje až do nejhlasitějšího vyvrcholení zpěvu (klimax). Během navyšování hlasitosti je samec odmlčen a „codu“ přidává při klimaxu, či krátce po něm (viz Obrázek 4). Poté může pokračovat v projevu krátkých frází opět se samicí nebo bez ní (Geissmann 2002). Podle Terlepha et al. (2018) samci přerušují zpěv, aby se vyhnuli překrývání zvuků a usnadnili

tak přenos great callu. Zároveň bylo zjištěno, že klimax mladých samic je mnohem robustnější než starších a může sdělovat jejich fyzickou kondici (Terleph et al. 2016).



Obrázek 4: Typická „great call cekvence“ gibbonů lar. Great call fráze je uprostřed, rozdělena na čtyři části a předchází jí devět samičích ostrých slabik a několik samčích. „Coda“ fráze následuje těsně po vyvrcholení a jejím úvodem jsou tři vysoké slabiky charakteristické pro přechod mezi samičí a samčí částí (Terleph et al. 2018).

Duetové zpěvy jsou druhově specifické a vydávají je všechny druhy gibbonovitých, kromě gibona stříbrného a gibona malého. U těchto gibbonů jedinci v páru produkují separované sólové zpěvy (Geissmann 2002). Duet gibbonů hainanských je naopak dominován dospělým samcem, který po great callu doplňuje frekvenčně modulační slabiky a krátkou slabikou tohoto typu také duet zakončuje. Giboni hainanští jsou jediným druhem, kde v duetu mezi samcem a samicí nastává překryv (Deng et al. 2014).

3.3 Referenční vokalizace gibbonů

U některých druhů primátů vyvolávají určitá volání adaptivní chování. Tato volání jsou známá jako referenční signály (Fischer & Hammerschmidt 2001, Prince et al. 2015), neboť se zdá, že se vztahují ke konkrétnímu stavu, kterým může být například stupeň ohoržení, výskyt predátora nebo jeho typ (Coss et al. 2019; Mielke et al. 2019).

3.3.1 Alarm call

Alarm call neboli poplašné volání je termín užívaný jako označení skupiny vokalizace zvířat, která je vyvolána v odpovědi na nějaký druh hrozby, obvykle predátora. Mezi druhy žijícími v sociálních skupinách je velice rozšířené a je klíčovou antipredační strategií (Caro 2005). Největší podíl dat pochází od primátů, hlodavců a ptáků (Berthet & Zuberbühler 2020). Komunikace se odvíjí minimálně od dvou zvířat – ohlašujícího nebezpečí (dávajícího signál) a příjemce volání (recipienta) a skládá se ze tří aspektů: produkce volání, užití volání a reakce na něj. Produkce volání zahrnuje samotné vydání alarm callu se specifickými akustickými vlastnostmi. Užití volání odkazuje na použití alarm callu v určitém kontextu a reakcí na volání je myšlena veškerá reakce recipientů na jeho zaregistrování (Hollén & Radford 2009). Lze tedy

říct, že produkce a užití volání jsou aktivitou výhradně signalizujících jedinců, reakce je pak záležitostí recipientů.

Akustická struktura volání je determinována tvarem vokálního traktu, podle kterého může recipient rovněž získat informace týkající se tělesné velikosti, věku a pohlaví (Bowling et al. 2017). Psychologicky relevantní události navíc často mívají fyziologický efekt, jako například změny tepové frekvence, tělesné teploty nebo hladiny hormonů, což vytváří změny tvaru vokálního traktu u jedince upozorňujícího na hrozbu. Následkem toho je kvalita poplašného volání rozdílná (Berthet & Zuberbühler 2020).

Alarm call není pouze vnitrodruhová záležitost, ale také mezidruhová. Pokud existuje podobnost mezi potenciálními predátory, může druh reagovat na poplašné volání jiného druhu. To se vyskytuje například u tamarinů Weddelových (*Leontocebus weddelli* Deville, 1849) a mravenčíků modrošedých (*Thamnomanes schistogynus* Hellmayr, 1911) v amazonském deštném pralese, kde tyto druhy svá volání vzájemně odposlouchávají (Martínez et al. 2021).

K porozumění tohoto zdánlivě paradoxního chování, při kterém na sebe vokalizující jedinec v přítomnosti predátora vyvolává pozornost, byly navrženy dvě hypotézy (Stephan & Zuberbühler 2016). První hypotéza pojednává o tzv. „selfish“ (sobeckém), druhá o „altruistic“ (altruistickém) poplašném volání a obě se liší z hlediska očekávaného i cíleného příjemce. Hypotéza o „selfish“ alarm callu předpokládá, že benefity získává právě vokalizující jedinec. Zaprvé, jeho volání má dopad na chování predátora, což je efektivní zejména u zvířat, která loví pomocí momentu překvapení a po svém odhalení kořist opouštějí. Tato strategie může rovněž vysvětlovat výskyt alarm callu u druhů, které nejsou sociální. Zadruhé, „selfish“ alarm call nemusí být cílen pouze na predátora, ale může vyvolat útekové chování u jiných kořistí, následný chaos predátora rozruší. Jedincům, kteří na ohrožení upozorňují, pak stoupá šance na přežití. Zde hypotéza také poukazuje na záměr ovlivnit poplašným voláním chování jiných kořistí tak, že namísto útěku dojde ke skupinové obraně.

Druhá hypotéza o „altruistic“ alarm callu předpokládá, že poplašné volání ovlivňuje signalizujícího jedince kladně a nepřímo zvýhodněním geneticky příbuzných a jiných důležitých členů skupiny na jeho vlastní úkor (de Assis et al. 2018). Alarm call tedy poskytuje genetické zvýhodnění, pokud je jedinec ohlašující nebezpečí obklopen primárně svým vlastním potomstvem či blízkými příbuznými. Podle tzv. Hamiltonova pravidla je alarm call rozvíjen i v případě, že je pro signalistu jeho provedení nákladné, pokud očekává, že tím svým příbuzným prospěje (Berthet & Zuberbühler 2020). U některých druhů zvířat, například svišťů žlutobříchých (*Marmota flaviventris* Audubon & Bachman, 1841), existuje důkaz o tom, že signalizující jedinci nepřímo zvyšují svou fitness tím, že při poplašném volání berou v úvahu okolní „publikum“ a vydávají alarm call ve větší míře v přítomnosti juvenilních potomků, než v přítomnosti ostatních (Blumstein 2007).

Rovněž se alarm call může vyskytnout v případě, kdy podporuje reprodukční úspěch volajícího (tzv. sexual selection hypothesis). Tato hypotéza je zaměřena na dospělé samce polygynních druhů. Například samci kočkodanů Dianiných (*Cercopithecus diana* Linnaeus, 1758) vydávají akusticky velmi vysoké a nápadné volání, které se nese dlouhými vzdálenostmi, mnohem delšími, než je předpokládáno pro komunikaci s ostatními členy skupin, když dojde ke styku s predátorem. Předpokládá se, že tento samčí alarm call ovlivňuje samčí konkurence a samčí preference. S největší pravděpodobností se však jedná o druhořadý evoluční proces, kdy

již existující poplašná volání podléhají silám sexuální selekce k získání přídavné reprodukční funkce (Berthet & Zuberbühler 2020).

De Assis et al. (2018) uvádějí další dvě hypotézy. První hypotéza pojednává o tzv. „mutualistic“ (mutualistickému) alarm callu, ze kterého prosperují obě strany (jedinec ohlašující nebezpečí i příjemce volání). Ukázkou mutualistického alarm callu může být prospěch skupinové ochrany individuálnímu jedinci. Druhá hypotéza se zabývá tzv. „spiteful“ (zlomyslným) alarm callem, který obě strany ovlivňuje negativně a zvyšuje mortalitu. To se může stát například pokud jeden člen skupiny nevědomě přiláká predátora k jejímu zbytku.

Tabulka 2: Vztah mezi jednotlivými typy interakce (de Assis et al. 2018, převzato a upraveno)

typ interakce	vztah signalista/příjemce
„selfish“ alarm call	+/-
„mutualistic“ alarm call	+/+
„altruistic“ alarm call	-/+
„spiteful“ alarm call	-/-

Produkce poplašeného volání je vymezena předchozími zkušenostmi signalisty s danou situací. Na druhou stranu mohou být příjemci buď přímo ovlivněni akustickou strukturou volání, nebo jsou prostřednictvím učení seznámeni s referenčními vztahy mezi alarm callem a událostmi (Schlenker et al. 2016). Podle Dezecache & Berthet (2018) mohou recipienti odvodit vyvolávající stav, a to i bez dalších podnětů, pokud je alarm call vydáván pouze na omezený soubor situací. Rovněž se zdá, že recipienti identifikují spouštěč alarm callu pragmaticky. Řada playback experimentů zabývajících se touto myšlenkou prokázala, že poplašná volání mohou během procesu, ve kterém si příjemce dokáže přiřadit tento rozruch k okruhu možných událostí, získat relativně specifický význam, a poté mohou příjemci zvolit ty nejpravděpodobnější příčiny. Dalo by se tedy předpokládat, že volání nabývá lexikálního významu. Dezecache & Berthet (2018) dále uvádějí, že většina studií však nebyla schopna přesněji určit, jaká konkrétní informace (typ nebo vzdálenost predátora) je přenášena, a mnoho poplašných volání zahrnují širší pole okolností, které nesdílejí jasné podobnosti (alespoň z lidského pohledu).

Poplašná volání jsou obvykle vydávána sekvenčně, což zvyšuje pravděpodobnost, že je předávaná informace rozlišována pomocí prvků, jako je například odlišná časová délka volání. Tento případ je zaznamenán u titiů, jejichž sekvence alarm callů jsou pravidelnější, pokud úzce souvisejí s predátory (Dezecache & Berthet 2018). Některé druhy rovněž používají k reakci na volání sociální znalosti. Například kočkodani červenozelení (*Chlorocebus pygerythrus* F. Cuvier, 1821) reagují méně intenzivně na poplašná volání mláďat, možná protože mláďata používají toto volání pro širší okruh disturbancí než dospělci, kteří ho využívají jen pokud se jedná o reálné nebezpečí. Dalším příkladem mohou být sekvence alarm callu gueréz plástíkových (*Colobus guereza* Rüppell, 1835), jejichž několikačetné výkřiky indukují přítomnost orlů korunkatých (*Stephanoaetus coronatus* Linnaeus, 1766) a málopočetné naopak setkání s kočkovitou šelmou (Berthet & Zuberbühler 2020).

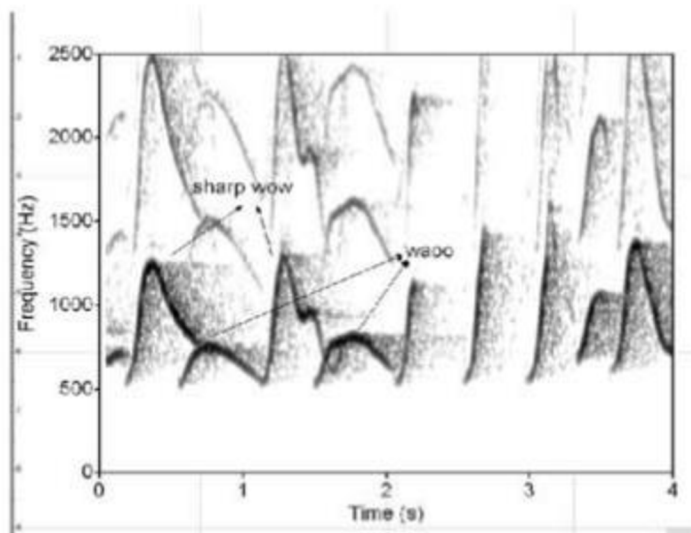
S poplašným voláním také souvisí určité antipredační chování. Některé druhy jsou schopné rozeznat predátora, a poté vydat daný typ vokalizace, podle kterého pak náležitě reagují. U kočkodanů červenozelených je dokonce vyvinut komplexní poplašný systém s odpovídajícím antipredačním chováním specifickým vůči útoku (Seyfarth et al. 1980; Burns-Cusato et al. 2013). Predátoři těchto primátů spadají do tří kategorií – ptáci (dravci), terestriální predátoři a hadi a jim podobní, každá kategorie evokuje akusticky odlišný alarm call. Při pohledu na levharta je volání dlouhé a štěkavé. Když je spatřen orel, je dvojslabičné a úderné, tiché a sípavé bývá naopak při detekci hada (Struhsaker 1967; Cheney & Seyfarth 1990; Burns-Cusato et al. 2013). Behaviorální odpověď na alarm call je rovněž specifická dle predátora, takže se primáti slyšící konkrétní volání chovají tak, aby měli jistou šanci na útek. Pozemní predátoři, například levharti, útočí na primáty na zemi, takže se kočkodani po zaznamenání určitého volání stahují do korun stromů. Kontrastem k tomuto chování je odpověď na ptačí poplašné volání, kdy se kočkodani naopak schovávají pod keře. Častým jevem v přírodě je vyhánění hadů pryč útočným (mobbingovým) chováním (tj. skupinové chování, kdy kořist útočí na predátora, aby snížila bezprostřední riziko, které predátor představuje). Jakmile kočkodan spustí specifický alarm call, ostatní jedinci si vzpřímeně stoupnou na zadní končetiny, lokalizují hada, přiblíží se k němu a snaží se ho vyhnat (Burns-Cusato et al. 2013).

Studie Mielkeho et al. (2019) týkající se reakce mangabejů kouřových (*Cercocebus atys* Audebert, 1797) na maketu zmije nosorohé (*Bitis nasicornis* Shaw, 1802) a zmije gabunské (*Bitis gabonica* Duméril, Bibron & Duméril, 1854) však toto defenzivní chování (agresivita, házení klacků apod.) nepotvrdila. U příjemců alarm callu byla zaznamenána vzrůstající míra vzdálenosti, ze které byli mangabejové schopni zmiji zpozorovat. Prvotní jedinec predátora detekoval ze vzdálenosti kolem 5 m. Ostatní členové skupiny, kteří se přemístili k signalizujícímu mangabeji, však již byli schopni zaznamenat hada ze vzdálenosti 10 m, kdy nehrozí případný útok. Zároveň starší členové skupiny k hadovi sešplhali na zem nebo na kořeny stromů a pozorovali ho zblízka (obvykle <5 m), jednotlivci někdy očichávali zem a větve v okolí modelu.

Antipredační chování včetně související vokalizace bylo studováno také u gibbonů larů v přírodní rezervaci Khao Yai v Thajsku. Studie byla realizována u 9 skupin gibbonů, přičemž dvě skupiny zahrnovaly 2 dospělé nepříbuzné samce. Jednalo se o předložení čtyř maket predátorů – tygra (*Panthera tigris* Linnaeus, 1758), pardála obláčkového (*Neofelis nebulosa* Griffith, 1821), krajty mřížkované (*Python reticulatus* Schneider, 1801), orlíka chocholátého (*Spilornis cheela* Latham, 1790), a jednoho kontrolního objektu – pestrobarevné látky, následně byla zaznamenána jejich reakce. Makety byly odstraněny z dohledu po 20 minutách od spatření a zároveň nebyly z důvodu omezení stresu prezentovány více než jednou denně. Giboni vokalizovali na všechny makety predátorů kromě orlíka chocholátého, kde se vyskytoval pouze nižší „hoo“ call, který však nepřešel v plný zpěv. Reakce na přítomnost maket tygra a pardála byla 100%, na maketu hada už méně než poloviční (44 %). Maketa orlíka vyvolala „hoo“ v 86 % případů, ve 14 % giboni nevydali vokalizaci žádnou. Reakci v podobě „hoo“ navodila ve 44 % i maketa hada.

Ve 23 % případů se objevily další vokalizace, kdy giboni zpívali podruhé v ten samý den. Tyto vokalizace byly odlišné od předešlých. Obsahovaly značně větší míru „sharp wow“ slabik (viz Obrázek 5), které byly zároveň vydávány později než ty, které se (zřídka) objevily v duetech. Po kontaktu s predátorem byl great call zpíván výrazně dříve či výrazně později než u

typických vokalizačních projevů. Clarke et al. (2006) rovněž prokázali, že „sharp wow“ slabiky jsou pro alarm call typické a začátky predátor-specifických vokalizací jsou v mnoha ohledech od duetu nerozeznatelné. Podrobnější analýzy odhalily, že pro charakterizaci těchto zpěvů je rozhodující spíše kombinace vzorců než jejich totožnost. Kromě těchto časových a kombinačních rozdílů pravděpodobně existují podrobnější strukturální odlišnosti, které je však třeba nalézt a podrobit důkladnému výzkumu (Clarke et al. 2012).

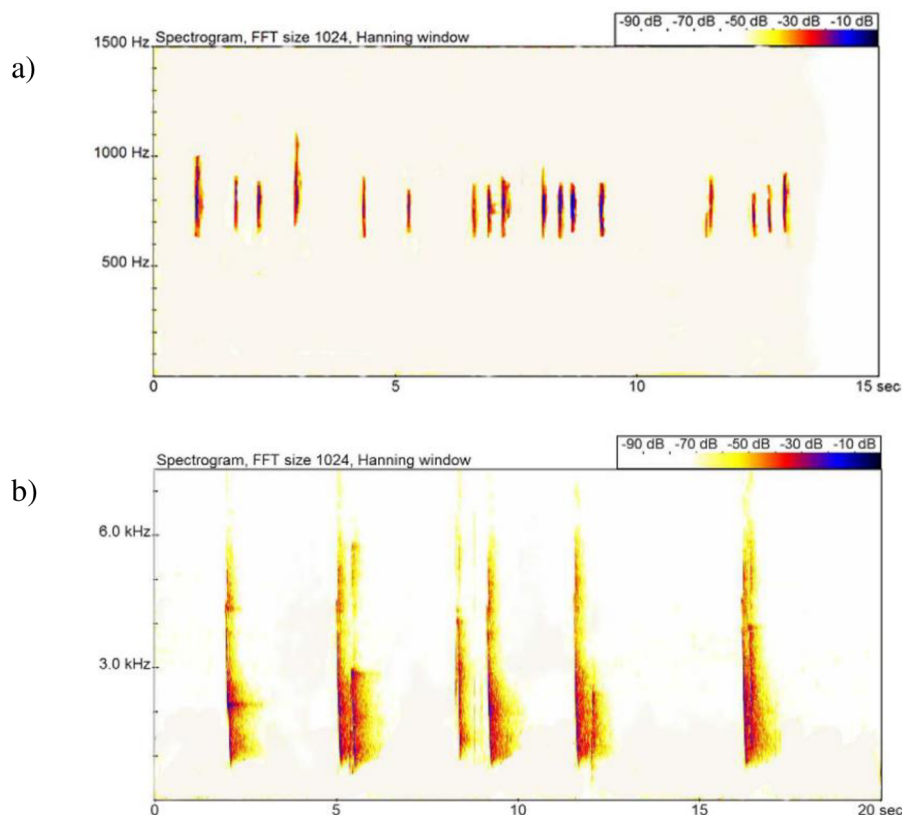


Obrázek 5: Spektrogram „sharp wow“ a „wao“ slabik. „Sharp wow“ je hlasité a pronikavé. Nejprve strmě stoupá, poté strmě klesá a vytváří konkávní křivku. Ve frekvenční oblasti má konstantní rozsah více než 700 Hz (Raemaekers et al. 1984).

U kriticky ohroženého gibona hainanského bylo při náhodné studii v Národní přírodní rezervaci Bwangling v Číně zjištěno, že je alarm call projevem rodinných skupin, nikoli solitérních jedinců. Zároveň tento druh gibbonů nemá rozdílný alarm call pro jednotlivé typy hrozby a volání pouze upozorní členy skupin na její přítomnost, ale nepomáhá jim přesněji určit její typ nebo vzor úhybné strategie, kterou mají použít. Jejich nespecifická stresová vokalizace se dělí na alarming call a mobbing call. Volání sestává z jednoduchých krátkých slabik (krátké „aa“ pro alarming call a delší, frekvenčně variabilnější „wa“ při mobbing callu) a vyvolává rychlou odezvu. Pokud giboni narazí na hrozbu ze země, nejprve spustí alarming call, který u nich podnítl mobbingové chování (Carlson & Griesser 2021), a následně i mobbing call. Mohou tak narušit predátorovu pozornost a chránit se. Mobbing call dosahuje oproti alarming callu vysokých frekvencí a giboni ho šíří z korun stromů. Nikdy se však do koruny nestahují všichni společně a vždycky si vybírají koruny nové. Mobbing call u gibbonů hainanských je vůbec prvním zjištěným případem této vokalizace mezi primáty. Obdobná vokalizace byla popsána u ptáků (Marler 1957), kde je tato strategie velmi efektivní.

Frekvence jednoduchých alarming callů je nízká. Toto volání je rovněž popsáno jako „gou-gou-gou“ a bylo zaregistrováno u dospělých samic a samců, kteří upozorňovali na spatření predátora. Po alarming callu se jedinci seskupují, mláďata se přesouvají k samicím a dospělí samci se přeskupují na místa, odkud mají rozhled a jsou připraveni reagovat na vzniklou situaci. Poté giboni společně vydávají „jier-jier-jier“ (mobbing call), zřídka doprovázený skoky ze

stromu na strom nebo manipulací s větvemi. Při mobbing callu giboni zpravidla zůstávají skryti v korunách (Deng et al. 2016).



Obrázek 6: Spektrogramy alarming callů (a) a mobbing callů (b) gibonů hainanských (Deng et al. 2016).

Série jednoduchých krátkých volání tvořících alarming call dohromady trvala 7 – 10 minut, následovaný sled mobbing callů měl časovou délku 5 – 12 minut. Analýza akustického spektra ukázala, že průměrná doba trvání jednotlivých alarming a mobbing callů byla $0,078 \pm 0,014$ s a $0,154 \pm 0,041$ s, s frekvenčním rozsahem 520 – 1000 Hz a 690 – 3920 Hz (viz Obrázek 6).

3.3.1.1 „Hoo“ call a separační volání

Repertoár gibonů lar zahrnuje tzv. close range calls. Jsou to zpravidla vnitroskupinová volání používaná například při obraně nebo hře. Ellefson (1974) jedno z těchto volání definoval jako „hoo“ call a popsal ho jako tiché až středně hlasité s širokým rozsahem slabik, vydávané jednotlivě nebo v malém množství za sebou (2 až 3 za sekundu). Zároveň jsou produkovány v různých souvislostech, jako je nedaleká separace od členů skupiny, reakce na člověka či predátora, reakce na preferovaný druh potravy („glug-hoo“) nebo setkání s jedinci sousedících skupin („conflict-hoo“, dle Clarka et al. (2015) „encounter hoo“), které, jak bylo zjištěno, je oproti ostatním zvláštností pouze samců. Clarke et al. (2006) formulovali „hoo“ jako výraznou slabiku, která může předcházet jiným, komplexnějším voláním (např. alarm callu) nebo je

přímo jejich součástí. Z důvodu užití v několika souvislostech je pravděpodobné že je tato slabika tzv. kontext-specifická.

Z hlediska poplašného volání byly odlišnosti zaznamenány nejen ohledně výskytu či nevýskytu predátora, ale také konkrétních druhů. Měření frekvence ukázalo, že odezva na dravce vyvolala „hoo“ o frekvenci značně nižší než v souvislosti s kočkovitými šelmami. Zároveň mělo kratší dobu trvání, a to i v porovnání s duetovými zpěvy. Navzdory tomu ale měla reakce na dravce delší mezislabičné intervaly a celkově se od jiných kontextů akusticky lišila, což naznačuje, že giboni dravce od ostatních predátorů odlišují (Clarke et al. 2015).

Sociální separace dokáže u gibonů zlatolících vyvolat separační volání (Hradec et al. 2021). Studie tohoto druhu v lidské péči prokázala dosud nepopsaný druh vokalizace těchto primátů produkovaný při nedobrovolném odloučení. Volání se skládá z jednoduchých slabik a podle analýzy spektrogramu vykazuje podobnosti mobbing callů gibonů hainanských (identická struktura, obdobný frekvenční rozsah a téměř identická maximální dosažená frekvence, tedy 2958 ± 360 Hz u separačního volání, 2970 ± 600 Hz u mobbing callu). Speklativně mohou tyto dva druhy rodu *Nomascus* sdílet některé charakteristiky nespécifických volání v reakci na rozličné hrozby.

Kromě toho bylo zjištěno, že potomci mladší 2 let mají stejný vokální vzorec jako starší oddělení jedinci. Dosažení stejného pohlavně a druhově specifického vokálního vzorce rodičů je několikaletý proces (Koda et al. 2014; Hradec et al. 2017). Nezdá se tedy, že by separační volání mělo pomalý vývoj, jako je tomu v případě jiných, dobře známých vokalizací.

3.4 Mimické projevy

Giboni jsou vybaveni rozsáhlými obličejovými svaly, které používají k nejrůznějším pohybům (Burrows et al. 2011), přesto je ale o jejich mimice známé velmi málo. Studie Scheider et al. (2016) prokázala, že je pohyb v obličejí zcela dobrovolný a výrazy přetrvávají déle, pokud jsou zaměřeny na něco konkrétního. Výsledky potvrdily, že giboni využívají v dyadické interakci obličejové výrazy jako komunikační signály. V návaznosti na tuto studii zkoumali Florkiewicz et al. (2018) mimické projevy v souvislosti s párovou vazbou. Rozbor videonahrávek deseti párů tří rodů gibonů (*Nomascus*, *Hoolock*, *Hylobates*) z Gibbon Conservation Center v Kalifornii vykázal dalších 27 unikátních obličejových výrazů. Spolu s výsledky Scheider et al. (2014), kde jich bylo identifikováno 53, známe výrazů skoro 80. V kalifornské studii však bylo z již 53 prozkoumaných zaznamenáno pouze 26.

Kódování obličejových výrazů bylo prováděno pomocí GibbonFACS (Facial Action Coding Systems), což jsou anatomicky založené kódovací systémy identifikující homologní výrazy způsobené svalovou kontrakcí. FACS byly prvotně vyvinuty pro člověka a postupně modifikovány pro šimpanze (*Pan troglodytes* Blumenbach, 1775) a makaky rhesus. Detailní výzkum anatomie obličejové prezentovali Waller et al. (2012) FACS pro využití u gibonů a siamangů. Bylo zjištěno, že spousta výrazů je shodná s výrazy zvířat žijících ve velkých skupinách. To může být vysvětleno sociální potřebou života v párech.

K vyhodnocení síly párové vazby používali Florkiewicz et al. (2018) dyadický index (dyadic composite sociality index, DSI), který zohledňuje grooming a průměrnou vzájemnou

prostorovu vzdálenost páru, to je považováno za smysluplná měřítka sociálních vztahů mezi primáty (Silk et al. 2006). Na základě výsledků bylo zjištěno, že žádný výraz v obličeji není druhově specifický a jejich kompozice nekoreluje se silou párové vazby, avšak giboni stříbrní vykazovali odlišnosti u DSI, dosáhli totiž nejnižšího skóre. Možnou příčinou je upřednostňování tzv. self-groomingu před allogroomingem, na kterém je dyadický index částečně založen. Liebal (2004) tvrdí, že vizuálně gestulární komunikace není u gibbonů tak důležitá, protože žijí v hustém a málo viditelném prostředí, přičemž se spoléhají na komunikaci hlasovou.

4 Metodika

4.1 Etické prohlášení

Studie byla schválena vedením uvedených zoologických zahrad (viz 4.2) a veškeré části experimentu byly realizované zvenčí zvířecích ubikací. Všechny zoologické instituce splňují přísné standardy týkající se welfare zvířat a jsou akreditovány Evropskou asociací zoologických zahrad a akvárií (EAZA) a Unií českých a slovenských zoologických zahrad (UCSZOO). Studie byla zcela neinvazivní a plně vyhovovala zákonným požadavkům České republiky (zákon č. 510/2020 Sb. na ochranu zvířat proti týrání) a stejně tak požadavkům stanoveným směrnicí Evropské unie 2010/63/EU. Výzkumná část byla řízena dle etického protokolu schváleného Výborem pro etiku a péči o zvířata České zemědělské univerzity v Praze (referenční číslo: CZU/1606).

4.2 Subjekty

Výzkum byl prováděn v jihlavské, liberecké a olomoucké zoologické zahradě. Celkově byly monitorovány čtyři druhy gibbonů, kteří byli chováni v párech či rodinných skupinách (viz Tabulka 3). V jihlavské zoo byly dvě skupiny gibbonů zlatolících. V první skupině byla dospělá samice původem z volné přírody a její syn, který se narodil v Jihlavě roku 2009. Z volné přírody pocházel rovněž dospělý samec z druhé skupiny, který byl ve výběhu spolu s dospělou samicí (již narozenou v zoo Jihlava) a jejich mláďaty. V zoo Liberec byli chováni dva sourozenci, dospělý a subadultní samec gibona bělolícího. Oba byli mláďaty liberecké zoo. Zoo Olomouc disponovala třemi druhy – gibony zlatolícími, gibony lar a siamangy. Giboni zlatolící byli chováni v pětičlenné skupině dvou samců a tří samic. Konkrétně se jednalo o dva páry dospělých zvířat a subadultní mláďě (dceru). Samice jednoho páru pocházela z volné přírody. Laři byli v rodinném seskupení dvou samců (dospělý a subadultní) a dvou samic (dospělá a nedospělá). V ubikaci siamangů byli přítomni otec (také z volné přírody) se synem narozeným roku 2012.

Předmětem sledování byli vždy 2 jedinci ze skupiny, v případě liberecké zoo a olomouckých siamangů celá skupina. Všechna zvířata měla rozdělenou ubikaci na vnitřní a venkovní část vybavenou kmeny a silnými větvemi, kovovými tyčemi, na které se mohli bezpečně zavěsit, rozsáhlými lanovými systémy, odpočívadly a vertikálně členěnými plošinami. Do obou částí měli během experimentu neustálý přístup, jejich pohyb nebyl nijak omezován. Vnitřní prostory byly od návštěvnické části odděleny skleněnou bariérou, venkovní prostory rovněž sklem v kombinaci s nízkou betonovou zídkou (Olomouc) nebo dvojitým drátěným pletivem (Jihlava, Liberec). Mezi skupinami gibbonů zlatolících byl zachován sluchový i zrakový kontakt. V Olomouci byly všechny ubikace umístěny vedle sebe, zrakový kontakt byl ale omezen. Vnitřní části ubikací byly oddělené zdí, mezi venkovními skleněnými bariérami byly vysazeny pásy vysokých bambusů s různě silnými kmeny. Venkovní prostory výběhu působily přirozeně, na zemi byl přírodní substrát imitující přírodní podmínky.

Tabulka 3: Chované druhy gibbonů v jednotlivých zoologických zahradách a složení skupin včetně věkového vymezení v době sběru dat.

zoo	druh	velikost skupiny	jedinci a datum narození	sociální struktura
Jihlava	gibon zlatolící (<i>Nomascus gabriellae</i>)	1.1 (2)	dospělá samice ~ leden 1984	matka a syn
			dospělý samec 14. října 2009	
	gibon zlatolící (<i>Nomascus gabriellae</i>)	4.1 (5)	dospělý samec ~ 1988	rodina
			dospělá samice 16. srpna 1999	
			dospělý samec 2. dubna 2011	
			subadultní samec 25. listopadu 2015	
nedospělý samec 10. března 2018				
Liberec	gibon bělolící (<i>Nomascus leucogenys</i>)	2.0 (2)	dospělý samec 18. ledna 2014	sourozenci
			subadultní samec 26. září 2016	
Olomouc	gibon lar (<i>Hylobates lar</i>)	2.2 (4)	dospělý samec 15. ledna 1994	rodina
			dospělá samice 2. října 1995	
			subadultní samec 17. ledna 2015	
			nedospělá samice 25. března 2017	
	gibon zlatolící (<i>Nomascus gabriellae</i>)	2.3 (5)	dospělá samice ~ 1992	rodina
			dospělý samec 22. února 2002	
			dospělý samec 14. ledna 2003	
			dospělá samice 9. června 2003	
			subadultní samice 13. července 2014	
	siamang (<i>Symphalangus syndactylus</i>)	2.0 (2)	dospělý samec ~ 1989	otec a syn
dospělý samec 11. března 2012				

4.3 Sběr a analýza dat

Tato diplomová práce byla pilotní studií hledající optimální metodologii k budoucím studiím zabývajícím se poplašným voláním a mimikou u gibbonů (čeleď Hylobatidae) na makety predátorů předkládané v lidské péči. Sběr dat probíhal jednorázově v srpnu, září a prosinci roku 2021. Audio a video nahrávky byly shromažďovány v ranních hodinách před otevírací dobou zoologických zahrad (mezi 7:00 a 9:00). Počasí bylo ustálené a převažovalo mírně zataženo. Záznam vokalizace byl pořizován ve formátu WAV (Waveform Audio File Format) rekordérem Marantz PMD661 se směrovým mikrofonem Rode NTG-2 a vzorkovací frekvencí zvuku 44,1 kHz. Pro analýzu vokalizace byla vzorkovací frekvence snížena z 44,1 kHz na 12 kHz. Reprezentativní spektrogramy byly vyhotoveny pomocí softwaru Avisoft SAS-Lab Pro 5.2 (Německo) s následujícím nastavením: rychlá Fourierova transformace (Fast Fourier Transform, FFT) = 1024, frekvenční rozlišení = 12 Hz, temporální rozlišení = 21,3 ms, míra překrytí = 75 %, typ okna = Hamming. Případné mimické projevy a chování byly nahrávány digitálními kamerami Panasonic HC-V380 s 28 mm širokoúhlým objektivem a Full HD rozlišením. Vídea byla uložena ve formátu AVCHD (Advanced Video Coding High Definition) jako soubor MTS a měly snímkovou frekvencí 25-50 fps (frames per second, snímků za sekundu).

Veškeré nahrávky byly pořizovány z návštěvnické části za bariérou výběhu, stejně tak byla z návštěvnické části realizována prezentace maket predátorů. Gibonům byly předkládány makety hada a tzv. kontrolních maket v podobě banánu (v jihlavské zoo byla použita papírová krabice) a ptáka. Maketa hada byla ve dvojím provedení. První had byl plastový s možností specifického pohybu na dálkové ovládání. Druhý had byl plyšový a byl připevněný na plastové tyči. Obě makety hada si byly vzhledově podobné a měly červenou barvu. Maketa ptáka byla rovněž ve dvojím provedení, avšak zde byly makety rozdílné. Jednalo se o aru zeleného (zoo Olomouc) a dravce (zoo Liberec). V jihlavské zoo maketa ptáka použita nebyla.

Každá maketa byla prezentována ve vzdálenosti <0,2 m od bariéry ubikace, prakticky hned za bariérou. Maketa byla předkládána ve dvou polohách. Nejprve byla v poloze stabilní (maketa se nehýbala, byla položena či držena bez hnutí), poté byla poloha změněna na pohybovu (maketa byla držena v ruce, která se pohybovala, a to horizontálně i vertikálně). Jednotlivé ukázky trvaly jednu minutu, nejdříve proběhla minuta stabilní polohy, následně minuta pohybu. Poté se maketa ukryla z dohledu, obvykle se přehodila látkou, a posléze došlo ke změně makety. Makety byly ukryté i před zahájením experimentu a odkryly se až s jeho začátkem. Čas jejich předložení byl měřen stopkami. Pořadí maket bylo u každé skupiny zvířat náhodně měněno. Experiment byl prováděn ve venkovní i vnitřní části pavilonu, každá skupina se s maketou tedy setkala dvakrát. Zároveň byl uskutečněn pouze jedenkrát za den a již se neopakoval.

Tabulka 4: Přehled typů a polohových fází maket a jejich prezentace v čase.

maketa	had stabilní	had v pohybu	banán/krabice stabilní	banán/krabice v pohybu	pták stabilní	pták v pohybu
čas	1 min	1 min	1 min	1 min	1 min	1 min

Po shlédnutí video nahrávek bylo na základě studie Waller et al. (2012) definováno pět kategorií mimiky, prezentovaných číselně (viz Tabulka 5).

Tabulka 5: Kategorie mimiky včetně popisu.

číslo/ kategorie	druh mimiky	popis
1	našpulení rtů	pohyb koutků ústního otvoru směrem dopředu, kdy dojde k vystrčení horního i spodního rtu; mezera mezi nosem a horním rtem se zkrátí a uprostřed horního rtu se vyskytují vrásky; nedochází k odtáhnutí rtů od sebe
2	pootevření tlamy	odtáhnutí horního a spodního rtu od sebe, přičemž je mezi nimi vytvořená mezera; mohou a nemusí být vidět zuby; trvá v rámci několika sekund
3	interkace s jazykem	vypláznutí jazyka či olíznutí horního rtu
4	„uuu“	rozestoupení rtů od sebe ve středové části (u koutků jsou rty semknuté) s vytvořením kulatého otvoru mezi rty, či jejich rozevření do mírné protáhlé mezery téměř po celé délce; zároveň jsou oba rty vystrčeny směrem dopředu; doprovázeno zvukovým projevem
5	otevírání tlamy	aktivní pravidelný pohyb spodní čelisti směrem dolů, kdy se mezi horním a spodním rtem vytvoří mezera a jsou vidět zuby spodní čelisti, je následovaný pohybem téže čelisti zpět nahoru, pak dochází k uzavření ústního otvoru

4.4 Statistická analýza

Veškeré výpočty byly provedeny v softwaru STATISTICA 12 společnosti StatSoft, Inc. (USA). Pro akustickou analýzu byla vybrána analýza rozptylu neboli ANOVA, která byla zaměřena na celkovou časovou délku volání (duration) a maximální frekvenci volání (Fmax). Datový soubor pro tento výpočet obsahoval kromě duration a Fmax údaje o typu makety (had, pták, banán) a polohy (stabilní či v pohybu). Duration a Fmax byly zvoleny jako závislé proměnné, maketa a poloha jako nezávislé proměnné. Výstup byl formou grafů pro každou závislou proměnnou zvlášť s barevným rozlišením stabilní a pohybové fáze maket (Obrázek 7). Hladina významnosti byla stanovena na 5 %. Zároveň byla pro duration a Fmax provedena popisná statistika s výpočtem minima, maxima, průměru a směrodatné odchylky.

Mimika byla kvantifikována pomocí tabulky četností, kde relativní četnost vyjadřuje procentuální zastoupení určité kategorie mimiky na celku. Vyhodnocení bylo provedeno ve dvou podobách. V první tabulce (Tabulka 7) byly brány v úvahu všechny typy maket a poloha nebyla rozlišována. Ve druhé tabulce (Tabulka 8) bylo pohlíženo pouze na maketu hada a dochází v ní k rozlišení stabilní a pohybové fáze maket.

5 Výsledky

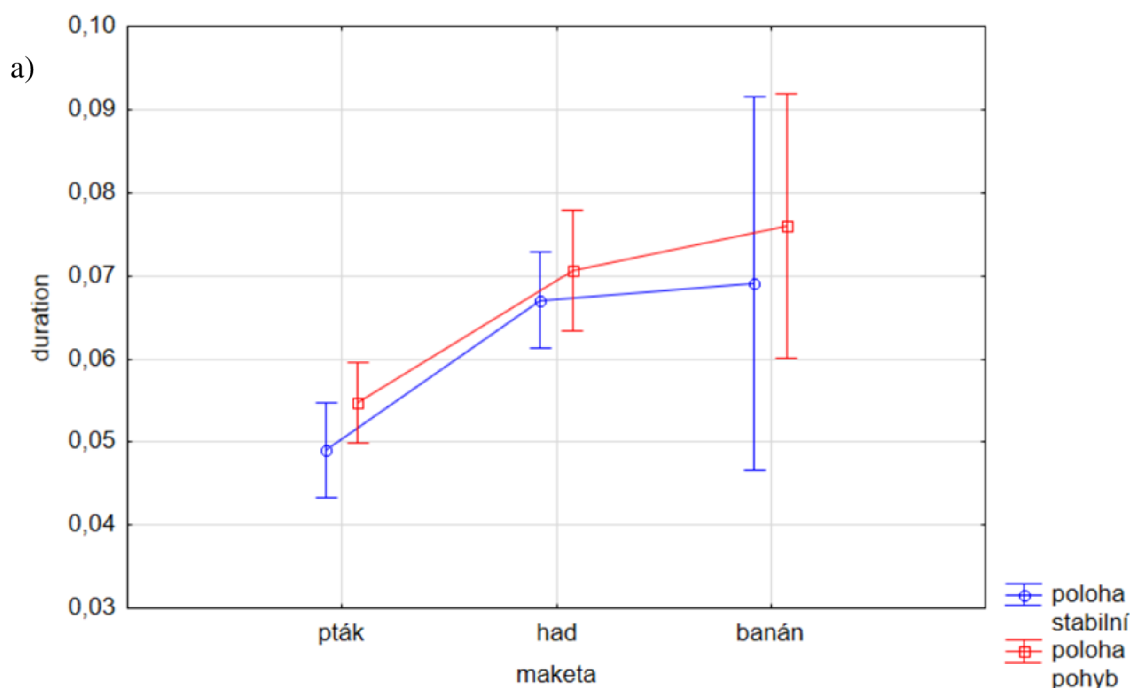
5.1 Vokalizace

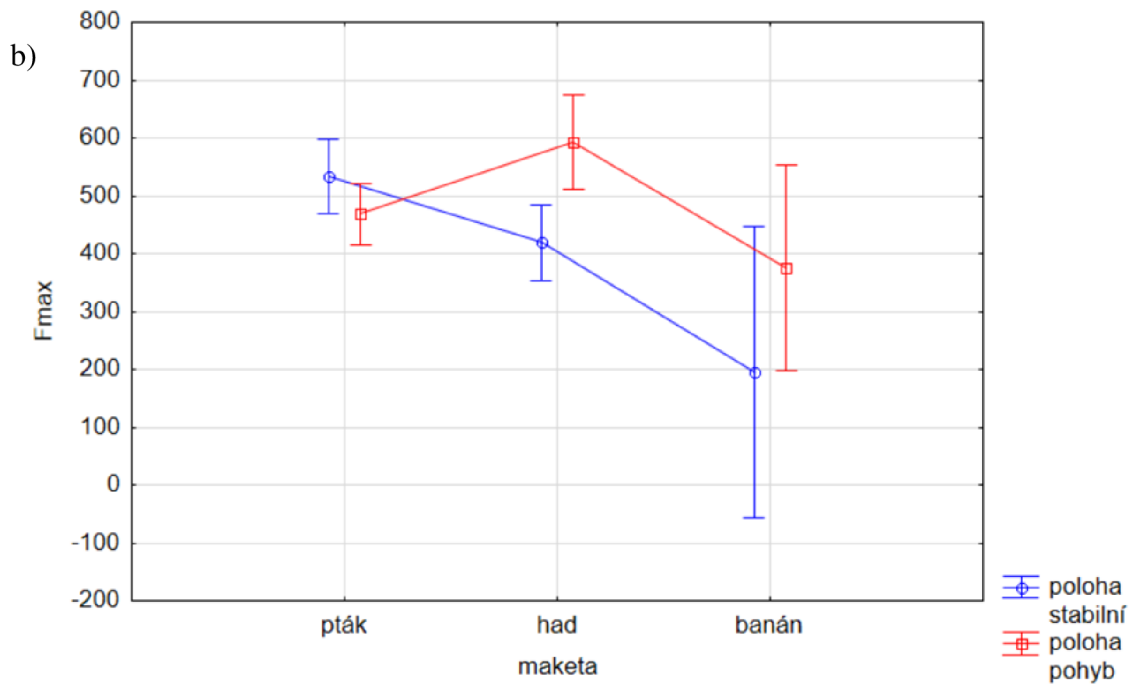
Pomocí popisné statistiky (viz Tabulka 6) byly určeny průměrné, minimální a maximální hodnoty celkové časové délky volání a maximální frekvence volání včetně směrodatné odchylky. Vzhledem k obtížným podmínkám sběru (skleněná bariéra ve vnitřní, v Olomouci i venkovní části ubikace) byl bohužel v jihlavské a olomoucké zoo vokální signál špatně měřitelný. Velmi dobrá data byla získána v zoo Liberec a je z nich vyhotovená veškerá analýza vokalizace.

Tabulka 6: Popisná statistika celkové časové délky volání (duration) a maximální frekvence volání (Fmax).

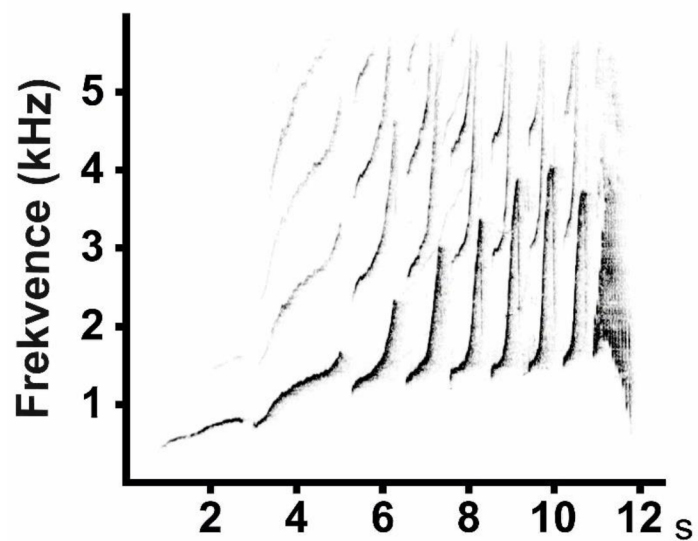
	průměr	minimum	maximum	směrodatná odchylka
duration [s]	0,0594	0,022	0,098	0,018
Fmax [Hz]	483,7692	180,000	1680,000	190,199

Bylo zjištěno, že reakce na maketu hada byla skutečně intenzivnější, pokud byl had v pohybu, což je potvrzeno celkovou časovou délkou volání (duration, viz Obrázek 7a) i maximální frekvencí volání (Fmax, viz Obrázek 7b). Jak je znázorněno na Obrázku 7b, maketa hada v pohybu zároveň vyvolala nejvyšší maximální frekvenci volání ze všech typů maket. Co se týče celkové časové délky volání, nejdelší průměrnou hodnotu představovala reakce na banán, a to ve stabilní i pohybové fázi, nejkratší pak maketa dravce. V zoo Jihlava produkovala samice gibona zlatolícího na maketu hada jeden great call (viz Obrázek 8).

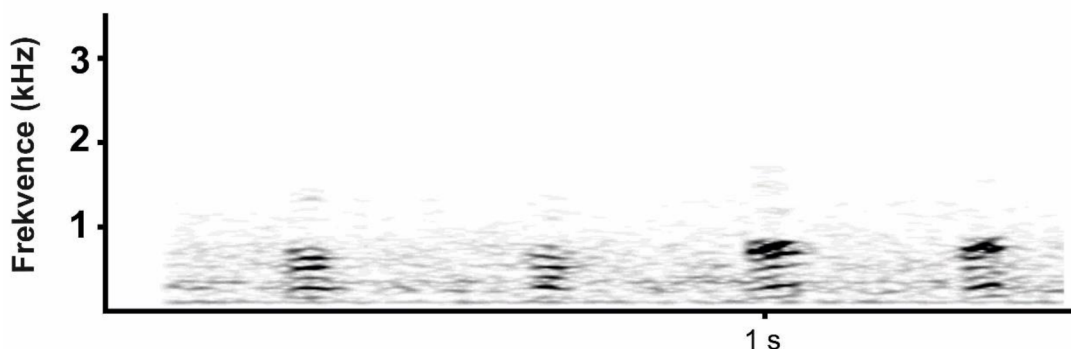




Obrázek 7: Čárové grafy znázorňující celkovou časovou délku volání (a) a maximální frekvenci volání (b). Body znázorňují střední hodnoty, svorky pak vymezují 95% interval spolehlivosti.



Obrázek 8: Reprezentativní spektrogram great callu produkovaného samičí v zoo Jihlava.



Obrázek 9: Reprezentativní spektrogram vokalizace gibbonů ze zoo Liberec.

5.2 Mimika

Bylo zjištěno, že v celkových reakcích na makety (viz Tabulka 7) jasně převažovala mimika 2, tedy pootevření tlamy. Vysokou četnost mělo rovněž našpulení rtů, které dominovalo u makety hada (viz Tabulka 8). Našpulení rtů bylo nejčetnější během stabilní fáze a v případě pohybové fáze tvořilo druhou nejvyšší četnost. V pohybové fázi opět dominovalo pootevření tlamy.

Tabulka 7: Četnosti jednotlivých kategorií mimiky a relativní četnost vyjádřena v procentech.

všechny makety		
kategorie	četnost	relativní četnost
1	20	30,303
2	25	37,879
3	14	21,212
4	3	4,545
5	4	6,061

Tabulka 8: Četnosti jednotlivých kategorií mimiky u makety hada a relativní četnost vyjádřena v procentech.

had: stabilní fáze		
kategorie	četnost	relativní četnost
1	8	61,538
2	2	15,384
3	3	23,077

had: pohybová fáze		
kategorie	četnost	relativní četnost
1	7	30,435
2	8	34,783
3	4	17,391
5	4	17,391

6 Diskuze

Tato diplomová práce potvrdila, že jsou giboni (čeleď Hylobatiade) schopni vokální reakce na maketu predátora i pokud jsou chováni v lidské péči. Rovněž je možné, že makety určitým způsobem rozlišují, neboť výsledky vykazují značné odlišnosti mezi jednotlivými maketami, a to v případě vokalizace i mimických projevů. Maketa hada, která byla předmětem hypotézy, způsobila nejintenzivnější reakce. Dle vyhodnocení akustické analýzy byla tato maketa projevem nejvyšší průměrné maximální frekvence volání. Při porovnání výsledků vyšlo najevo, že nejvíce používanou mimikou v reakci na maketu hada je našpulení rtů. Během zpracování naměřených dat bylo zjištěno, že je nejen nejčtetnější, ale také se prakticky nevyskytuje u jiných maket (u makety ptáka a banánu byla zpozorována jednou).

Je prokázáno, že se primáti, ať už chováni v lidské péči nebo vyskytující se ve volné přírodě, hadům, či hadům podobným věcem, vyhýbají (Mineka et al. 1984; Etting et al. 2014). Mineka et al. (1980) potvrdili, že se u makaků rhesus projevuje z hadů strach. Později byl tento strach potvrzen i u dalších druhů primátů, a to starosvětských i novosvětských. Jednalo se například o šimpanzy, mandrily (*Mandrillus sphinx* Linnaeus, 1758) nebo jihoamerické chápany (rod *Ateles* Geoffroy, 1806). Zmínění primáti však vykazovali oproti gibbonům mnohem větší paniku v podobě prudkých úskoků pryč, útěků na stromy a velmi intenzivní vokalizace v podobě řevu (Isbell 2006). Dále autorka (Isbell 2006) poznamenala, že ačkoliv byli dle stávajících údajů hadi prvními predátory recentních savců (včetně primátů), je možné, že díky životu primárně v korunách stromů přišli giboni do kontaktu s hady podstatně méně než primáti, kteří se pohybují na zemi, a tak mají strach z hadů částečně potlačen. Pokud s těmito předpoklady porovnáme tuto práci, lze vzhledem k nejintenzivnější reakci na maketu hada říct, že se u gibbonů (konkrétně gibbonů bělolících) určitá forma strachu vyskytuje. Studie Bravo-Rivery et al. (2020) potvrzuje korelaci mezi věkem a bojácností u primátů. Bylo zjištěno, že nejvíce bojácná zvířata jsou stará do 10 let a mezi 10. a 13. rokem je patrný nárůst nebojácnosti. Samcům ze zoo Liberec je 6 a 8 let, je tedy možné, že zde věk hraje roli. Dle Mineky et al. (1984) se reakce na predátory přenáší z rodičů na mláďata prostřednictvím observačního učení. V našich podmínkách bohužel nebylo možné tento fakt ověřit. Dále je možné, že strach mohla vyvolat neznalost předmětu (i v případě makety dravce). Přestože je pravděpodobné, že v ubikaci někdy hadům podobný objekt spatřili, určitě nebyl podobný využívané maketě, stejně tak se nikdy nedostali do takové blízkosti (<0,2 m) s dravcem. Zde je otázkou, zda pro gibony nebyla alarmující červená barva makety hada. Bravo-Rivera et al. (2020) však možnost reakce v podobě strachu z neznámých předmětů svou studií, ve které porovnávali strach z hadů a míče u volně žijících makaků rhesus, zcela vylučují. Primáti vykazovali klidnější reakce na míč než na hady, přestože se s míčem dříve nesetkali. Zajímavé je, že na maketu hada produkovala samice gibona zlatolícího ze zoo Jihlava great call. Tato samice pochází z volné přírody. Nabízí se tedy otázka, zda má předešlé zkušenosti se setkáním s hadem a jestli je možné, že great callem upozorňovala na nebezpečí. Pozměněná struktura great callu se v souvislosti s predátory rovněž vyskytuje ve studii Clarka et al. (2012), která je zaměřená na antipredační chování gibbonů lar.

Překvapivé jsou výsledky v případě makety ptáka, kde vyvolává intenzivnější reakce poloha stabilní, ale pohybová fáze má za následek delší celkovou časovou délku volání. Pro účel kontroly výskytu vokalizace na jiné předměty, než je predátor, sloužil banán. I když měl

v případě průměrné maximální frekvence nejnižší hodnoty, vykazoval nejdelší průměrnou časovou délku volání. Je možné, že kombinací tohoto stavu proměnných (nižší maximální frekvence, delší časová délka) zapříčiňuje to, že se s banánem již v minulosti setkali. Doporučením pro budoucí studie je použit kontrolní maketu, která není potravního charakteru.

Při pohledu na všechny typy maket se maximální frekvence volání pohybovala od 180 do 1680 Hz a časová délka byla v průměru 0,0594 s. Ve srovnání s *alarming call* gibonů hainanských (viz Obrázek 6) je průměrná časová délka kratší a zároveň je nižší minimální hodnota maximální frekvence, ale maximální hodnota je vyšší o 680 Hz. Tato hodnota byla zaznamenána u makety ptáka v pohybu.

Domněnku, že od sebe giboni makety navzájem rozlišují, podporuje i výskyt aktivního otevírání tlamy během přítomnosti hada v pohybu. Tento jev byl zaznamenán v zoo Jihlava a u žádné jiné makety se nevyskytoval. Pozoruhodná je podobnost s rytmickým otevíráním tlamy u šimpanzů (Pereira et al. 2020), kteří zde však více zapojují rty. Dalo by se říct, že jimi mlaskají (tzv. lip-smack). Bylo zjištěno, že šimpanzi při tomto projevu dosahovali průměrné frekvence 4,15 Hz a tyto frekvence se lišily mezi jednotlivci, ale i mezi populacemi (občas více než 2 Hz). Podle Pereira et al. (2020) bychom mohli na základě těchto rozdílů považovat tyto vlastnosti za podobné lidské řeči. My jsme bohužel nebyli schopni vokalizaci během těchto projevů nahrát, lze ale předpokládat, že se zde vyskytuje, a to i během jiných mimických projevů, jako špulení rtů či pootevření tlamy. Tento předpoklad také odkazuje na fakt, že, jak již bylo zmíněno, pootevření tlamy dominovalo při celkovém vyhodnocení mimických projevů na všechny druhy maket.

Hodnocení mimiky gibonů je však velice obtížné, protože existuje velmi málo studií, zabývajících se tímto tématem. Při budoucích studiích by bylo vhodné použití více kamer, rozmístěných po ubikaci, ideálně tak, aby obrazu nepřekážela bariéra ubikace, což ale v mnohých případech není proveditelné. Vzhledem k tomu, že giboni při sběru dat často brachiovali, měly by mít kamery vynikající rozlišení umožňující přiblížení s kvalitním obrazem. Rovněž je důležité pracovat s oslněním, ke kterému při některých úhlech dochází. K vyhodnocení dat se zdá vhodné použít uzpůsobený program. Waller et al. (2012) u gibonů prezentovali použití systému pro kódování výrazů za pomoci kontrakce obličejových svalů, tzv. FACS. Nicméně tento program nevyvozuje žádné závěry týkající se základních emočních expresí nebo kontextu způsobujícího daný pohyb. Nemůžeme tedy s jistotou říct, co daný výraz představuje, a je nutné podrobit mimiku u gibonů dalším výzkumům.

Přesto, že máme v současnosti několik informací, které se týkají giboní vokalizace, je to stejně jako mimika neprobádané téma, u kterého je žádoucí provést další studie. Při výzkumech vokálních reakcí na maketu hada prováděných v lidské péči je, na základě výše uvedených výsledků (produkce *great call*), příhodné rozlišit původ zvířat (zda pochází z volné přírody, či jsou v lidské péči již narozeni). Zároveň bylo zjištěno, že ve vnitřních prostorách pavilonů o makety nejevili giboni takový zájem. Je možné, že jsou giboni zvyklí na přítomnost návštěvníků, kteří se často pohybují přímo u skleněných bariér. Roli by zde ale mohla hrát i výška prezentace maket. V zoo Liberec i Olomouc mají návštěvníci výhled na zvířata zespodu ubikace. Zoo Jihlava ale umožňuje návštěvníkům vyjít do patra, kde jsou v úrovni horních větví. Tady byly v porovnání s ostatními vnitřními částmi ubikací zaznamenány nejintenzivnější reakce. Do budoucích studií by bylo přínosné prezentovat makety v takové výšce, v jaké reálně způsobují nebezpečí, tedy hada u země a ptáka v horních patrech. Bylo by

vhodné na základě toho zjistit, zda výška skutečně ovlivňuje reakce, ať už vokální nebo mimické, a jestli jsou giboni toto ohrožení schopni rozlišit. Taktéž by bylo příhodné prezentovat maketu přímo v ubikaci z důvodu navození přirozenějších podmínek, což s sebou ale nese velká rizika. Je totiž možné, že by se ve vyhrocených případech nechtěli giboni po zahlédnutí makety přesunout do venkovní části ani po skončení experimentu, zároveň by mohli být vystaveni vysoké míře stresu, což nesouzní s welfare zvířat.

Z hlediska audio nahrávek je důležité mít dobré podmínky sběru. Bylo zjištěno, že skleněná bariéra není pro nahrávání ideální a vokální signál byl velmi špatně měřitelný. Z tohoto důvodů bohužel nebylo možné vyhodnotit latenci vokalizace (druhá část hypotézy) od prezentace makety, neboť byla kvantita dat nedostačující. Jak bylo zjištěno při studiích z volné přírody (Deng et al. 2016), poplašné volání je projevem skupin. Při sběru dat jsme se setkali s několika typy uskupení, od rodin po samčí příbuzenské dvojice. Budoucí studie by mohly vyvodit, zda mezi těmito seskupeními existují rozdíly ve vokálních reakcích na makety predátorů, případně jestli a u jakého pohlaví dominuje ohlašování nebezpečí.

7 Závěr

Giboni chovaní v zoologických zahradách byli schopni vokálních reakcí na makety predátorů. Nejintenzivnější reakci v podobě nevyšší průměrné maximální frekvence volání vyvolala maketa hada, která byla předmětem hypotézy. Bylo potvrzeno, že giboni produkují vokalizaci o vyšší frekvenci na maketu hada v pohybu než na maketu hada, která se nehýbe. Hypotéza byla rovněž založena na rychlosti projevu, tedy latenci od předložení makety po začátek vokalizace. Vzhledem ke špatným podmínkám sběru dat však nebylo možné tuto část hypotézy vyhodnotit. Bylo předpokládáno, že na rozdíl od makety predátora, nebudou giboni reagovat na kontrolní maketu. Banán sice vyvolal nejnižší hodnoty maximální frekvence volání, stále šlo ale o měřitelné hodnoty. Ve stabilní poloze byla naměřená průměrná vokalizace o frekvenci kolem 200 Hz, přičemž při pohybu banánu bylo naměřeno téměř 400 Hz. Oproti tomu byla při maketě hada produkovaná vokalizace o průměrné maximální frekvenci cca 420 Hz ve stabilní poloze a skoro 600 Hz při pohybové fázi.

Tato práce se rovněž zaměřila na mimiku projevovanou při prezentaci maket. Bylo zjištěno, že na některé makety je mimický projev specifický. Je však potřeba dalších studií pro potvrzení domněnky, že giboni predátory nějakým způsobem rozlišují. Doporučením je rovněž experiment po delším časovém období (v řádu měsíců) zopakovat a brát v úvahu případné změny či totožnosti a zároveň mít více kontrolních skupin, tím pádem více dat k přesnější analýze. Další studie z prostředí lidské péče by mohly prohloubit poznatky o vokalizaci a mimice gibonů, kteří se s predátorem nikdy nesetkali.

8 Literatura

- Bailey WJ. 2003. Insect duets: underlying mechanisms and their evolution. *Physiological Entomology* **28**:157–174.
- Barelli C, Mundry R, Heistermann M, Hammerschmidt K. 2013. Cues to Androgens and Quality in Male Gibbon Songs. *PLoS ONE* **8** (e82748) DOI: 10.1371/journal.pone.0082748.
- Bartlett TQ. 2007. The Hylobatidae: small apes of Asia. Pages 274-289 in Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. Oxford University Press, New York.
- Bender MA, Chu EHY. 1963. The chromosomes of primates. Pages 261-310 in Buettner-Janusch J editor. *Evolutionary and genetic biology of primates, Vol. I*. Academic Press, New York.
- Berthet M, Zuberbühler K. 2020. Alarm Calling. Pages 1-5 in Shackelford TK, Weekes-Shackelford VA, editors. *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. Springer, Switzerland.
- Blumstein DT. 2007. The evolution of alarm communication in rodents: Structure, function, and the puzzle of apparently altruistic calling. Pages 317-327 in Wolff JO, Sherman PW, editors. *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bowling DL, Garcia M, Dunn JC, Ruprecht R. 2017. Body size and vocalization in primates and carnivores. *Scientific Reports* **7** (e41070) DOI: 10.1038/srep41070.
- Bravo-Rivera HB, Lardenoije R, Merced D, Mas-Rivera A, Ayala JE, Gonçalves JP, Seligowski AV, Jovanovic T, Ressler KJ, Klengel T, Quirk GJ. 2020. Innate fear responses are reflected in the blood epigenome of rhesus macaques. *BioRxiv* DOI: 10.1101/2020.11.05.369538.
- Brockelman WY, Reichard UH, Treesucon U, Raemaekers JJ. 1998. Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**:329-339.
- Brockelman WY, Suwanvecho U, Nathalang A, Greenberg DB. 2014. Evolution of Small-Group Territoriality in Gibbons. Pages 213-230 in Karczamski L, Yamagiwa J editors. *Primates and Cetaceans: Field Research and Conservation of Complex Mammalian Societies*. Springer, New York.
- Brockelman WY. 2009. Ecology and the social system of gibbons. Pages 211-239 in Lappan S, Whittaker DJ editors. *The gibbons: new perspectives on small ape socioecology and population biology*. Springer, New York.
- Burns BL, Dooley HM, Judge DS. 2011. Social dynamics modify behavioural development in captive white-cheeked (*Nomascus leucogenys*) and silvery (*Hylobates moloch*) gibbons. *Primates* **52(3)**:271– 277.

- Burns-Cusato M, Cusato B, Glueck AC. 2013. Barbados green monkeys (*Chlorocebus sabaesus*) recognize ancestral alarm calls after 350 years of isolation. *Behavioural Processes* **100**:197-199.
- Burrows AM, Diogo R, Waller BM, Bonar CJ, Liebal K. 2011. Evolution of the muscles of facial expression in a monogamous ape: evaluating the relative influences of ecological and phylogenetic factors in hylobatids. *Anatomical Record (Hoboken)* **294**:645–63.
- Burton JA, Nietsch A. 2010. Geographical variation in duet songs of Sulawesi tarsiers: evidence for new cryptic species in south and southeast Sulawesi. *International Journal of Primatology* **31**:1123–1146.
- Cannon CH, Leighton M. 1994. Comparative locomotor ecology of gibbons and macaques: selection of canopy elements for crossing gaps. *American Journal of Physical Anthropology* **93**:505–52.
- Carbone L, et al. 2014. Gibbon genome and the fast karyotype evolution of small apes. *Nature* **513**:195–201.
- Carlson NV, Griesser M. 2021. Mobbing in animals: a thorough review and proposed future directions. *EcoEvoRxiv Preprints* DOI: 10.32942/osf.io/rty9q.
- Caro T. 2005. *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Clarke E, Reichard U, Zuberbühler K. 2006. The Syntax and Meaning of Wild Gibbon Songs. *PLoS ONE* 1 (e73) DOI: 10.1371/journal.pone.0000073.
- Clarke E, Reichard U, Zuberbühler K. 2012. The anti-predator behaviour of wild white-handed gibbons (*Hylobates lar*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66(1)**:85-96.
- Clarke E, Reichard U, Zuberbühler K. 2015. Context-specific close-range "hoo" calls in wild gibbons (*Hylobates lar*). *BMC Evolutionary Biology* 15 (e56) DOI: 10.1186/s12862-015-0332-2.
- Clink DJ, Tasirin JS, Klinck K. 2020. Vocal individuality and rhythm in male and female duet contributions of a nonhuman primate. *Current Zoology* **60(2)**:173-186.
- Coss RG, Cavanaugh C, Brennan W. 2019. Development of snake-directed antipredator behavior by wild white-faced capuchin monkeys: III. the signaling properties of alarm-call tonality. *American Journal of Primatology* **81(3)**:1-10.
- Cowlshaw G. 1992. Song Function in Gibbons. *Behaviour* **121**:131-153.
- Cronin JE, Sarich VM, Ryder O. 1984. Molecular evolution and speciation in the lesser apes. Pages 467-485 in Preuschoft H, Chivers DJ, Brockelman WY, Creel N editors *The lesser apes*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Dabbs JM, Mallinger A. 1999. High testosterone levels predict low voice pitch among men. *Personality and Individual Differences* **27**:801–804.
- Dallmann R, Geissmann T. 2001. Different levels of variability in the female song of wild silvery gibbons (*Hylobates moloch*). *Behaviour* **138**:629-648.

- de Assis L, de Assis R, Ceconello M, Venturino E. 2018. Models for alarm call behaviour. *Theoretical Ecology* **11**(1):1-18.
- Deng HQ, Gao K, Zhou J. 2016. Non-specific alarm calls trigger mobbing behavior in Hainan gibbons (*Nomascus hainanus*). *Scientific Reports* 6 (e3447) DOI: 10.1038/srep34471.
- Deng HQ, Zhou J, Yang Y. 2014. Sound Spectrum Characteristics of Songs of Hainan Gibbon (*Nomascus hainanus*). *International Journal of Primatology* **35**:547-556.
- Dezecache G, Berthet M. 2018. Working hypotheses on the meaning of general alarm calls. *Animal Behaviour* **142**:113–118.
- Dirks W. 2003. Effect of diet on dental development in four species of catarrhine primates. *American Journal of Primatology* **61**(1):29-40.
- Dunn JC, Halenar LB, Davies TG, Cristobal-Azkarate J, Reby D, Sykes D, Dengg S, Fitch WT, Knapp LA. 2015. Evolutionary trade-off between vocal tract and testes dimensions in howler monkeys. *Current Biology* **25**:2839–2844.
- Eimerl S, DeVore I. 1969. *The primates*. Time-Life, Amsterdam.
- Ellefson JO. 1974. A natural history of white-handed gibbons in the malayan peninsula. *Gibbon and siamang* **3**:2–134.
- Etting SF, Isbell LA, Grote MN. 2014. Factors Increasing Snake Detection and Perceived Threat in Captive Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology* **76**:135-145.
- Fischer J, Hammerschmidt K. 2001. Functional referents and acoustic similarity revisited: The case of Barbary macaque alarm calls. *Animal Cognition* **4**:29–35.
- Fleagle JG. 1976. Locomotion and posture of the Malayan siamang and implications for hominid evolution. *Folia Primatologica* **26**:245–269.
- Fleagle JG. 1999. *Primate adaptation and evolution*. Academic Press, New York.
- Fleagle JG. 2013. *Primate adaptation & evolution*, 3rd edn. Academic Press Elsevier, Amsterdam.
- Florkiewicz B, Skollar G, Reichard UH. 2018. Facial expressions and pair bonds in hylobatids. *American Journal of Physical Anthropology* **167**:108-123.
- Geissmann T, Orgeldinger M. 2000. The relationship between duet songs and pair bonds in siamangs *Hylobates syndactylus*. *Animal Behaviour* **60**:805–809.
- Geissmann T. 1995. Gibbon systematics and species identification. *International Zoo News*, **42**:467–450.
- Geissmann T. 2000. Gibbon Research Lab. Thomas Geissmann. Available from: <http://www.gibbons.de> (accessed August 2000).
- Geissmann T. 2002. Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological Reviews* **77**(1):57-76.
- Geissmann T. 2003. *Comparative primatology*. Springer, Heidelberg.

- Gillooly JF, Ophir AG. 2010. The energetic basis of acoustic communication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**:1325–1331.
- Grueter CC, Chapais B, Zinner D. 2012. Evolution of multilevel social systems in nonhuman primates and humans. *International Journal of Primatology* **33**:1002–1037.
- Haimoff EH. 1983. Occurrence of anti-resonance in the song of the siamang (*Hylobates syndactylus*). *American Journal of Primatology* **5**:249-256.
- Haimoff EH. 1984. The organization of song in the agile gibbon (*Hylobates agilis*). *Folia Primatologica* **42**:42-61.
- Haimoff EH. 1985. The Organization of Song in Müller's Gibbon (*Hylobates muelleri*). *International Journal of Primatology* **6**:2.
- Hall ML. 2004. A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **55**:415–430.
- Heather TK. 2019. Investigating Components of Prospective Cognition in Gibbons (Hylobatidae) [PhD. Thesis]. Abertay university, Scotland.
- Hollén L, Radford A. 2009. The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal Behaviour* **78(4)**:791-800.
- Hradec M, Bolechová P, Svobodová I. 2016. Production of a female-specific great call in an immature male gibbon, the *Nomascus* genus. *Primates* **57**:445-448.
- Hradec M, Illmann G, Bolechová P. 2021. A first report of separation calls in southern yellow-cheeked gibbons (*Nomascus gabriellae*) in captivity. *Primates* **62(1)**:5-10.
- Hradec M, Linhart P, Bartoš L, Bolechová P. 2017. The traits of the great calls in juvenile and adolescent gibbon males *Nomascus gabriellae*. *PLoS ONE* **12** (e0173959) DOI: 1371/journal.pone.0173959.
- Hunt KD, Cant JGH, Gebo DL, Rose MD, Walker SE, Youlatos D. 1996. Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes. *Primates* **37**:363–387.
- Chan LK. 2008. The range of passive arm circumduction in primates: do hominoids really have more mobile shoulders? *American Journal of Physical Anthropology* **136**:265–277.
- Cheney DL, Seyfarth RM. 1990. *How Monkeys See the World*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cheney DL, Seyfarth RM. 2018. Flexible usage and social function in primate vocalizations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**:1974-1979.
- Cheyne S, Chivers DJ, Sugardjito J. 2007. Covariation in the great calls of rehabilitant and wild gibbons (*Hylobates albibarbis*). *The Raffles Bulletin of Zoology* **55**:201-207.
- Chiarelli B. 1972. The karyotypes of the gibbons. Pages 90-102 in Rumbaugh DM editor. *Gibbon and siamang, Vol. I*. Basel: Karger.
- Isbell LA. 2006. Snakes as agents of evolutionary change in primate brains. *Journal of Human Evolution* **51**:1-35.

- Koda H, Lemasson A, Oyakawa C, Rizaldi, Pamungkas J, Mastaka N. 2013. Possible Role of Mother-Daughter Vocal Interactions on the Development of Species-Specific Song in Gibbons. *PLoS ONE* 8 (e71432) DOI: 10.1371/journal.pone.0071432.
- Koda H, Nishimura T, Tokuda IT, Oyakawa C, Nihonmatsu T, Masataka N. 2012. Soprano singing in gibbons. *American Journal of Physical Anthropology* **149**:347–355.
- Koda H, Oyakawa C, Kato A, Shimizu D, Rizaldi KY, Hasegawa S. 2014. Immature male gibbons produce female-specific songs. *Primates* **55**:13–17.
- Konrad R, Geissmann T. 2006. Vocal diversity and taxonomy of *Nomascus* in Cambodia. *International Journal of Primatology* **27(3)**:713–745.
- Lappan S. 2007. Social relationships among males in multimale siamang groups. *International Journal of Primatology* **28**:369–287.
- Lengagne T, Slater PJB. 2002. The effects of rain on acoustic communication: Tawny owls have good reason for calling less in wet weather. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **269**:2121–2125.
- Liebal K, Pika S, Tomasello M. 2004. Social communication in siamang (*Symphalangus syndactylus*): Use of gestures and facial expressions. *Primates* **45**:41–57.
- Link A, Galvis N, Fleming E, Di Fiore A, Primates P. 2011. Patterns of Mineral Lick Visitation by Spider Monkeys and Howler Monkeys in Amazonia: Are Licks Perceived as Risky Areas? *American Journal of Primatology* **73**:386–396.
- Marler P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* **11**:13–39.
- Martínez AE, Parra E, Gomez JP, Vredenburg VT. 2021. Shared predators between primate groups and mixed species bird flocks: the potential for forest-wide eavesdropping networks. *Oikos* DOI: 10.1111/oik.08274.
- Matsui A, Rakotondraparany F, Munechika I, Hasegawa M, Horai S. 2009. Molecular phylogeny and evolution of prosimians based on complete sequences of mitochondrial DNAs. *Gene* **441**:53–66.
- Méndez-Cárdenas MG, Zimmermann E. 2009. Duetting: a mechanism to strengthen pair bonds in a dispersed pair-living primate *Lepilemur edwardsi*? *American Journal of Physical Anthropology* **139**:523–532.
- Merker B, Cox C. 1999. Development of the female great call in *Hylobates gabriellae*: A case study. *Folia Primatologica* **70**:97–106.
- Mielke A, Crockford C, Wittig R. 2019. Snake alarm calls as a public good in sooty mangabeys. *Animal Behaviour* **158**:201–209.
- Michilsens F, Vereecke EE, D’Août K, Aerts P. 2009. Functional anatomy of the gibbon forelimb: adaptations to a brachiating lifestyle. *Journal of Anatomy* **215**:335–354.
- Mineka S, Keir R, Price V. 1980. Fear of snakes in wild- and laboratory-reared rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Learning & Behavior* **8**:653–663.

- Mineka S, Davidson M, Cook M, Keir R. 1984. Observational Conditioning of Snake Fear in Rhesus Monkeys. *Journal of Abnormal Psychology* **93**(4):355-372.
- 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.
- Müller AE, Anzenberger G. 2002. Duetting in the titi monkey *Callicebus cupreus* structure, pair specificity and development of duets. *Folia Primatologica* **73**:104–115.
- Neff P. 2019. Neural control of duets between Alston’s singing mice, an emerging vocalization model. *Lab Animal* 48 (e137) DOI: 10.1038/s41684-019-0293-y.
- Nishimura T. 2018. The descended larynx and the descending larynx. *Anthropological Science* **126**(1):3-8.
- Pereira A, Kavanagh E, Hobaiter C, Slocombe KE, Lameira AR. 2020. Chimpanzee lip-smacks confirm primate continuity for speech-rhythm evolution. *Biology letters* (16) DOI: 10.1098/rsbl.2020.0232.
- Price T, Wadewitz P, Cheney D, Seyfarth R, Hammerschmidt K, Fischer J. 2015. Vervets revisited: A quantitative analysis of alarm call structure and context specificity. *Scientific Reports* 5 (e13220) DOI: 10.1038/srep13220.
- Prouty LA, Buchanan PD, Pollitzer WS, Mootnick AR. 1983. Taxonomic note. *Bunopithecus*: A genus-level taxon for the hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*). *American Journal of Primatology* **5**:83–87.
- Raemaekers JJ, Raemaekers PM, Haimoff EH. 1984. Loud calls of the gibbon (*Hylobates lar*): repertoire, organization and context. *Behaviour* **91**:146–189.
- Reichard UH, Barelli C. 2008. Life history and reproductive strategies of Khao Yai *Hylobates lar*: Implications for social evolution in apes. *International Journal of Primatology* **29**:823–844.
- Reichard UH, Hirai H, Barelli B. 2016. *Evolution of Gibbons and Siamang*. Springer, New York.
- Savini T, Boesch C, Reichard UH. 2009. Varying ecological quality influences the probability of polyandry in white-handed gibbons (*Hylobates lar*). *Biotropica* **41**:503–513.
- Seyfarth R, Cheney D, Marler P. 1980. Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour* **28**:1070–1094.
- Scheider L, Liebal K, Oña L, Burrows A, Waller B. 2014. A comparison of facial expression properties in five hylobatid species. *American Journal of Primatology* **76**:618–628.
- Scheider L, Waller BM, Oña L, Burrows AM, Liebal K. 2016. Social Use of Facial Expressions in Hylobatids. *PLoS ONE* 11 (e0151733) DOI: 10.1371/journal.pone.0151733.
- Schlenker P, Chemla E, Zuberbühler K. 2016. What do monkey calls mean? *Trends in Cognitive Sciences* **20**(12):894–904.

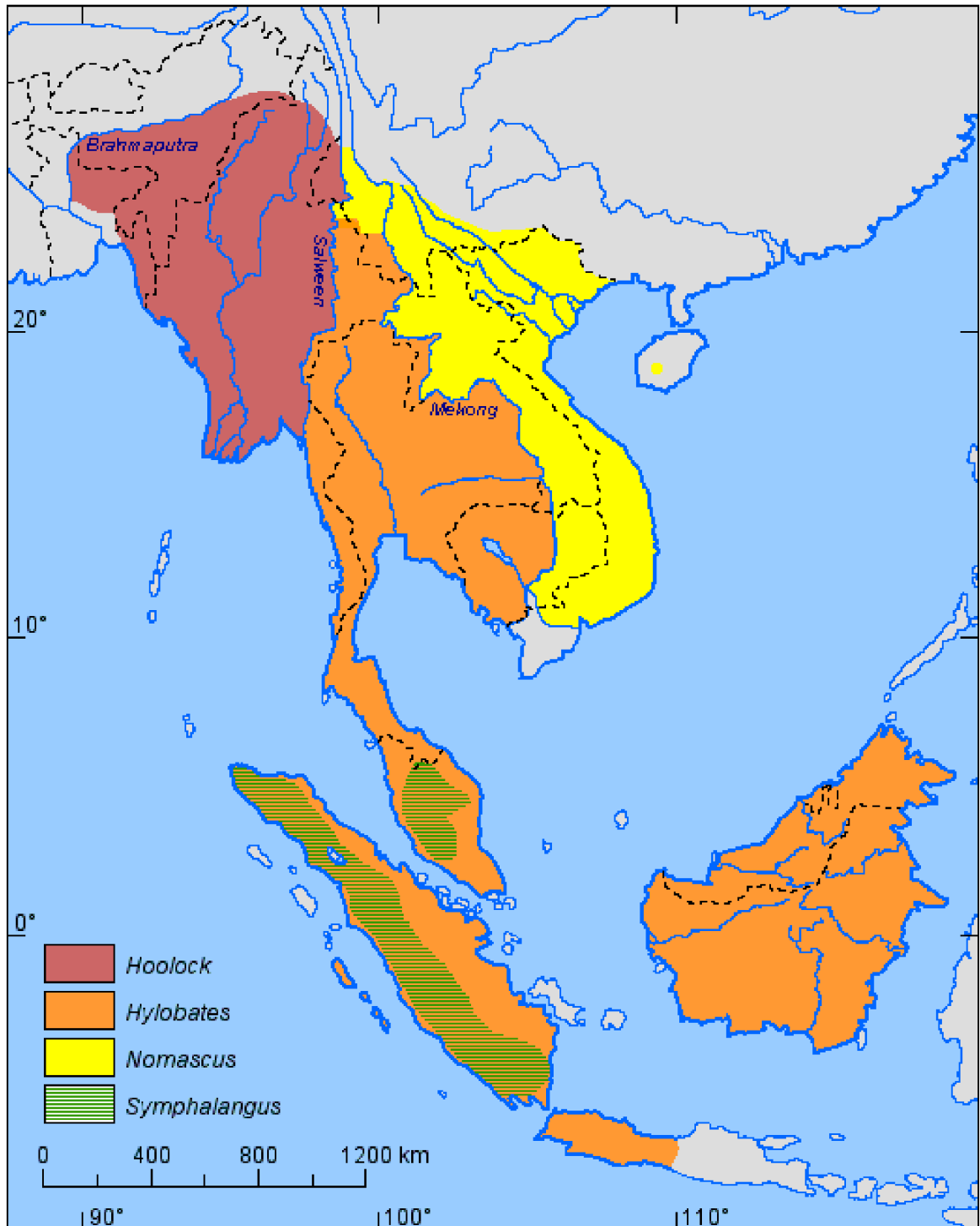
- Schultz AH. 1933. Observations on the growth, classification and evolutionary specialization of gibbons and siamangs. *Human Biology* **5**:385–428.
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J. 2006. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) II: Variation in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**:197–204.
- Stephan C, Zuberbühler K. 2016. Alarm calling and kinship. In Shackelford TK, Weekes-Shackelford VA, editors. *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. Springer, Switzerland.
- Struhsaker T. 1967. Behavior of vervet monkeys and other Cercopithecids. *Science* **156**:1197–1203.
- Tecot SR, Singletary B, Eadie E. 2016. Why “monogamy” isn’t good enough. *American Journal of Primatology* **78**:340–354.
- Tenaza RR. 1976. Songs, choruses, and countersinging of Kloss' gibbons (*Hylobates klossi*) in Siberut Island, Indonesia. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **40**:37-52.
- Terleph TA, Malaivijitnond S, Reichard UH. 2015. Lar Gibbon (*Hylobates Lar*) Great Call Reveals Individual Caller Identity. *American Journal of Primatology* **77**:811–821
- Terleph TA, Malaivijitnond S, Reichard UH. 2016. Age related decline in female lar gibbon great call performance suggests that call features correlate with physical condition. *BMC Evolutionary Biology* **16**(1):4.
- Terleph TA, Malaivijitnond S, Reichard UH. 2018. Male white-handed gibbons flexibly time duet contributions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **72**:16.
- Thinh VN, Mootnick AR, Geissmann T, Li M, Ziegler T, Agil M, Moisson P, Nadler T, Walter L, Roos Ch. 2010. Mitochondrial evidence for multiple radiations in the evolutionary history of small apes. *BMC Evolutionary Biology* **10**:74.
- Tobias ML, Viswanathan SS, Kelley DB. 1998. Rapping, a female receptive call, initiates male-female duets in the South African clawed frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**:1870–1875.
- Trivedi M, Shivakumara M, Balakrishnan S, Biswas J, Asharaf NVK. 2020. Understanding the Phylogenetics of Indian Hoolock Gibbons: *Hoolock hoolock* and *H. leuconedys*. *International Journal of Primatology* **42**:463-477.
- Waller BM, Lembeck M, Kuchenbuch P, Burrows A, Liebal K. 2012. GibbonFACS: A muscle-based facial movement coding system for hylobatids. *International Journal of Primatology* **33**:809–821.
- Whitten AJ. 1984. The trilling handicap in the solo singing of male Kloss gibbons. Pages 416-419 in Preuschoft H, Chivers DJ, Creel N, Brockelman W, editors. *The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Winter P, Ploog D, Latta J. 1966. Vocal repertoire of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) its analysis and significance. *Experimental brain research* **1**:359-384.

Wurster DH, Benirschke K. 1969. Chromosomes of some primates. *Mammalian Chromosome Newsletter* **10**:3.

Zihlman A, Mootnick AR, Underwood C. 2011. Anatomical Contributions to Hylobatid Taxonomy and Adaptation. *International Journal of Primatology* **32(4)**:865-877.

9 Samostatné přílohy

9.1 Zeměpisné rozšíření všech čtyř rodů gibonů (*Hoolock*, *Hylobates*, *Nomascus*, *Symphalangus*)



Příloha 1: Zeměpisné rozšíření všech čtyř rodů gibonů (Geissmann 2000).

9.2 Systematika čeledi Hylobatidae

Příloha 2: Systematika čeledi Hylobatidae (Heather 2019, převzato a upraveno).
*nemá český název

rod	druh	český název	anglický název
<i>Hoolock</i>	<i>H. hoolock</i>	gibon hulok	Western hoolock gibbon
	<i>H. leuconedys</i>	gibon hnědohřbetý	Eastern hoolock gibbon
	<i>H. tianxing</i>	*	Skywalker hoolock gibbon
<i>Hylobates</i>	<i>H. abbotti</i>	*	Abott's grey gibbon
	<i>H. agilis</i>	gibon tmavoruký	Agile gibbon
	<i>H. albibarbis</i>	gibon bělobradý	Bornean white-bearded gibbon
	<i>H. funereus</i>	*	East Bornean grey gibbon
	<i>H. klossii</i>	gibon malý	Kloss's gibbon
	<i>H. lar</i>	gibon lar	Lar gibbon
	<i>H. moloch</i>	gibon stříbrný	Javan gibbon
	<i>H. muelleri</i>	gibon Müllerův	Müller's gibbon
	<i>H. pileatus</i>	gibon kápový	Pileated gibbon
<i>Nomascus</i>	<i>N. annamensis</i>	*	Northern yellow cheeked gibbon
	<i>N. concolor</i>	gibon černý	Western black crested gibbon
	<i>N. gabriellae</i>	gibon zlatolící	Southern yellow cheeked gibbon
	<i>N. hainanus</i>	gibon hainanský	Hainan crested gibbon
	<i>N. leucogenys</i>	gibon bělolící	Northern white cheeked gibbon
	<i>N. nasutus</i>	gibon černochocholatý	Eastern black crested gibbon
	<i>N. siki</i>	gibon siki	Southern white cheeked gibbon
<i>Symphalangus</i>	<i>S. syndactylus</i>	siamang	Siamang