

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Sociální systém u gibbonů (čeleď Hylobatidae) ve volné
přírodě**

Bakalářská práce

Vlasta Mlázovská

Speciální chovy

Ing. Michal Hradec, Ph.D.

© 2021 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Sociální systém u gibbonů (čeleď Hylobatidae) ve volné přírodě" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala za odborné a vstřícné vedení, za cenné připomínky a navržené úpravy vedoucímu bakalářské práce ing. Michalu Hradcovi, Ph.D.,. Dále děkuji rodičům za jejich podporu v době studia a psaní této práce.

Sociální systém u gibbonů (čeleď Hylobatidae) ve volné přírodě

Souhrn

Tato bakalářská práce se pokouší sumarizovat dosavadní poznatky o sociální struktuře gibbonů, shrnuje vývoj hypotéz v průběhu let o socializaci a sociálních skupinách uvedené skupiny hominoidů.

Hylobatidae jsou dosavadně popisováni jako monogamní primáti, kteří tvoří skupiny s dvěma dospělými a jejich potomky. Potomci jsou v době dospělosti vyhnáni. Ukazuje se, že to však není striktní sociální vzorec chování. Giboni se často vyskytují ve skupinách s více dospělými a není zcela jasné, proč tomu tak je. Faktorů může být hned několik. Giboni přicházejí o svůj přirozený biotop, ve kterém žijí. Hrát roli může i predáčnický tlak, otcovská péče o potomky, nebo kompetice o potravu.

V práci byly blíže rozebrány tyto hypotézy: Hypotéza o potravní kompetici a o potravní dostupnosti (Horn 1968; Wilson 1975), Samice jako omezený, nebo příliš rozptýlený zdroj (Rutberg 1983; van Schaik & van Hooff 1983; Wrangham 1980), Samčí obrana proti predátorům, nebo obrana zdrojů proti konkurentům stejného druhu a jiných (Wittenberger & Tilson 1980; van Schaik & Dunbar 1990), Predáčnický tlak (Crook & Gartlan 1966; Dunbar 1988), Samčí investiční strategie: Hypotéza asistence při odchodu potomků (Kleiman 1977), Prevence infanticidy (van Schaik & Kapper 1997), Střežení partnerů (Palombit 1999).

A zda tyto hypotézy hrají roli při vytváření skupin volně žijících gibbonů, je důležité pochopit sociální strukturu tohoto druhu, nejen kvůli zaručení kvalitního života chovu v lidské péči, ale i pro pochopení sociálních vazeb a etologie tohoto druhu.

Klíčová slova: Gibon, monogamie, jaderné rodiny, Hylobatidae, primáti

Social system in gibbons (Hylobatidae family) in the wild

Summary

In this bachelor thesis we tried to summarize the existing knowledge about the social structure of gibbons. It summarizes the development of hypotheses during the years about socialization and social groups of this hominoids. Hylobatidae are described as monogamous primates so far. They form groups with two adults and their offspring. Offspring are expelled during adulthood. It turns out, that this is not a strict social pattern of behavior though. Gibbons are often found with more adults, but it is not entirely obvious why. There can be several factors. Gibbons lose their natural habitat in which they live. The reason may also be predation pressure, paternal care about offspring or competition for food.

The following hypotheses were discussed in more detail: Food competition or foraging hypothesis (Horn 1968; Wilson 1975), Females as a limited or widely dispersed resource (Rutberg 1983; van Schaik & van Hooff 1983; Wrangham 1980), Male defense against predators or defense against resource competition from conspecifics or others (Wittenberger & Tilson 1980; van Schaik & Dunbar 1990), Predation pressure (Gartlan & Crook, 1966; Dunbar 1988), Male investment strategy: Assistance rearing offspring hypothesis (Kleiman 1977), Infanticide prevention (van Schaik & Kapper 1997), Mate guarding (Palombit 1999).

If these hypotheses play a role in the formation of groups of wild gibbons, it is important to understand the social structure of this species. It is important not only for guaranteeing the quality of life of breeding in human care, but also for understanding the social ties and ethology of this species.

Keywords: Gibbon, monogamy, nuclear families, Hylobatidae, primates

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Cíl práce.....	8
3	Primáti (<i>Primates</i>) – obecná charakteristika.....	9
3.1	Polopice (<i>Strepsirrhini</i>)	12
3.2	Vyšší primáti (<i>Haplorrhini</i>)	12
3.3	Sociální struktury primátů.....	13
3.3.1	Monogamie.....	13
3.3.2	Polygamie.....	15
3.3.3	Soliterní život	16
4	Giboni (<i>Hylobatidae</i>).....	17
4.1	Rod Hoolock	22
4.2	Rod <i>Hylobates</i>	22
4.3	Rod <i>Nomascus</i>	23
4.4	Rod <i>Symphalangus</i> (<i>siamang</i>)	24
5	Úvod do problematiky premisy o monogamnosti gibbonů	25
5.1	Příklad publikace, která představuje gibony jako nemonogamní druh.....	25
5.2	Problém monogamie.....	26
6	Párové pouto a skupiny s dvěma dospělými.....	27
7	Role gibbonů v monogamii a teorii páru	29
7.1	Strategie shánění potravy	29
7.2	Predační tlak.....	31
7.3	Samčí investiční strategie	31
7.4	Strážící samec	32
7.5	Nové hypotézy vysvětlující žití v monogamním sociálním systému u gibbonů.....	32
7.5.1	Strategie shánění potravy.....	32
7.5.2	Predační tlak	36
7.5.3	Samčí investiční strategie	36
7.5.4	Strážící samec	37
7.6	Aspekty fylogeneze	37
7.7	Selektivní tlaky	38
8	Závěr	41
9	Literatura.....	42
10	Samostatné přílohy.....	I

1 Úvod

Primáti (rod *Primates*) patří mezi savce, kteří tvoří society. Nám blízcí šimpanzi tvoří velké komunity, které se dále dělí na menší skupinky. Proč by tedy giboni, malí lidoopi (čeleď Hylobatidae) měli být řazeni pod striktně monogamní primáty, když některé druhy vykazují známky odlišné? Často gibony pozorujeme v netradičních rodinách, tedy skupinách, které obsahují více než dva dospělé jedince.

Průkopnická práce Carpentera (1940) a Ellefsona (1974) týkající se gibona lara (*Hylobates lar*) ukazuje systém vysoce teritoriálního a striktně monogamního druhu žijícího v úzkých rodinných skupinách. Mladí jedinci jsou dospělým jedincem stejného pohlaví donuceni opustit skupinu v době dosažení pohlavní dospělosti, aby si našli partnera a obsadili nová území. Studie jsou zřídka zaměřeny na více než jednu habitovanou skupinu, což nám prakticky neumožňuje replikovat pozorování na další skupiny s nenarušeným meziskupinovým chováním.

První, kdo opravdu zpochybnil tvrzení, že giboni nežijí v úzkých rodinách, byl Palombit (1994). Důvodů, proč giboni netvoří jen tradiční monogamní rodiny, je hned několik. Může tomu tak být, protože postupně je devastován jejich přirozený biotop a giboni se nemají kam přesunout ze své rodinné skupinky na další území, aby mohli vytvořit rodinu novou. Nabízí se hned několik hypotéz: teorie infanticidy, otcovské péče, kompetice zdrojů a další.

Je důležité pochopit sociální strukturu tohoto druhu, nejen kvůli zaručení kvalitního života chovu v lidské péči, ale i pro pochopení sociálních vazeb a etologie těchto druhů.

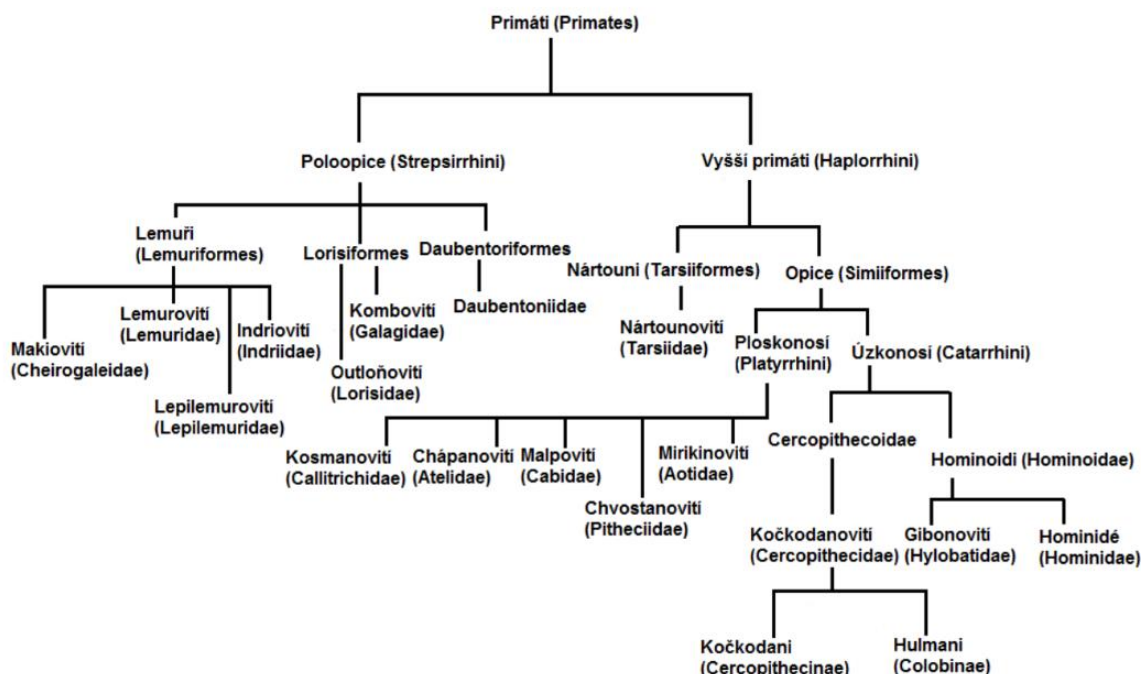
2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce bylo nalézt a shrnout dosavadní literární zdroje o sociální struktuře gibbonů a analyzovat jednotlivé teorie a hypotézy v nich obsažené.

Otázkou je, zda se jedná o ryze monogamní druh, na kolik postoupil výzkum a pozorování, zda bude toto tvrzení podepřeno studii v dohledaných zdrojích.

3 Primáti (*Primates*) – obecná charakteristika

Za předchůdce primátů se považují stromoví hmyzožravci. Evoluční úspěch této skupiny se vysvětluje tím, že v tělesné stavbě postrádají přílišné specifikace, jako jsou například křídla letounů, úprava nohou kopytníků, či specifikace chrupu u hlodavců, které by jejich rozvoj



Obrázek 1 Systematika primátů – Podřád poloopice má tři infrařády: Lemuři, Lorisiformes a Daubentoriformes, které se pak dělí na další čeledě. Podřád vyšší primáti má dva infrařády, nártouni mají pouze jednu čeleď – nártounoviti. Infrařád opice se poté dělí na ploskonosé opice, neboli Novosvětští primáti a Starosvětské opice, neboli úzkonosé opice (Lopéz-Toress 2018, upraveno Bc. Jitka Šedivá 2019, autor: ing. Michal Hradec, Ph.D.)

omezovaly. Většina primátů žije v tropech, především v pralesích, který jim nabízí rozmanitou potravu po celý rok. Obecně platí, že většina malých primátů se živí převážně hmyzem, zatímco u větších druhů převažují listy a ovoce. Malí primáti mají rychlý metabolismus, nemají tedy dostatek času na strávení rostlinného materiálu. Některé listožravé druhy (guerézy a languři) mají složitý žaludek obsahující bakterie k trávení celulózy, jiní mají bakterie ve splemém nebo tlustém střevě. Například hulmani mají specializované žaludky k trávení listů a detoxikaci rostlinných jedů. Několik málo druhů, jako jsou šimpanzi a paviáni, loví i různé obratlovce a k tomu přijímají i rostlinou složku potravy. Pouze nártouni (Tarsiidae) jsou striktní masožravci. Někteří primáti mají specializované přední zuby k otvírání skořápek tvrdých ořechů (chvostani). Právě potrava je to, co podle názoru vědců, nám pomůže primáty lépe pochopit a rozlišit. Tradičně se dělí na dva podřády: poopice (*Strepsirrhini*) a vyšší primáty (*Haplorrhini*). K jejich rozdělení došlo pravděpodobně přibližně před 85 miliony let, ve svrchní křídě (Perelman et al. 2011). Nejbližší k primátům mají řady letuch (*Dermoptera*) a tan (*Scandentia*) (Groves 2018).

Primáti patří mezi nejvíce ohrožené savce a zhruba 60 % všech druhů patří do kategorie ohrožených druhů podle červeného seznamu IUCN. Odstrašujícím případem je Madagaskar,

kde až 91% lemuru hrozí vyhynutí (Estrada et al. 2017). Za tuto špatnou situaci může ztráta habitatu, fragmentace a degregace kvůli rozšíření zemědělské činnosti, těžba dřev, růst infrastruktury a také nelegální lov a obchod s primáty (Shanee et al. 2018). Obchod s volně žijící primáty patří mezi nevýdělečné na černém trhu. Hodnotí se zhruba na 10 miliard dolarů za rok (Haken 2011). Jedním z úkolů ochrany primátů je také zabraňovat nelegálnímu obchodu s volně žijícími zvířaty a upozorňuje zdejší obyvatele na důsledky dopadající na životní prostředí a možné právní dopady spojené s lovem a obchodováním (Shanee et al. 2018)

Latinský název tohoto řádu není náhodný, můžeme jej přeložit jako „první“ neboli „nejvyšší“ . Karl Linné tak pojmenoval savce s nejdokonaleji vyvinutou nervovou soustavou, zejména mozkiem. Určit společné znaky pro všechny primáty není snadné, jelikož se jedná o skupinu vzhledově odlišných, většinou stromových zvířat. Jako první znak můžeme zmínit chápavé, obvykle pětiprsté horní i dolní končetiny - s palcem, který se dokáže postavit do protistojné polohy. Dalším příkladem jsou drápy zpravidla přeměněny v ploché nehty na prstech všech čtyř končetin. Výjimkou jsou skupiny drápkatých opic (*Callitrichidae*), jejichž drápy mají až na palec na dolní končetině, kde je vždy přítomen nehet.

Přední končetinou mohou dobře pohybovat do všech stran díky úpravě kloubů od ramene až po zápěstí a díky dobře vyvinutým klíčním kostem, což není pro savce samozřejmé. Díky volnému loketnímu kloubu mohou měnit vzájemnou polohu loketní a vřetení kosti. Toto přizpůsobení jim nepomáhá jen při šplhaní po stromech, ale také k uchopování předmětů a manipulaci s nimi, také k usnadnění příjmu potravy a k udržování srsti (Uhlenbroek 2008).

Některé druhy mají dlouhý chápavý ocas, který používají jako další končetinu, naopak někteří mají ocas redukovaný. U této skupiny savců se můžeme setkat hned s několika typy lokomoce. Giboni a chápani používají své výrazně delší přední končetiny k pohybu, který by se dal přirovnat k ručkování (brachiace), jiní zástupci, například indriové, mají při lezení tělo ve vertikální poloze a jejich zadní končetiny jsou přizpůsobené tak aby jim pomáhaly ke skokům mezi stromy. Dále zde najdeme stromovou (např. kotulové – rod *Saimiri*) nebo pozemní (např. paviáni - rod *Papio*) Kvadrupedii (pohyb po čtyřech končetinách), anebo bipední lokomoce (pohyb po dvou končetinách), kterou využívá člověk (Lopéz-Torres 2018).

Dalším důležitým rysem primátů je dobře vyvinutý mozek s gyrifikovanými polokoulemi koncového mozku, a především šedá kůra mozková a také mozeček, který je důležitý při koordinaci pohybu. Naopak čichové laloky jsou menší než u většiny savců, protože čich nehraje u většiny primátů tak důležitou roli. Následkem toho je i zkrácení obličejové části lebky ve vertikálním směru.

Čichový aparát leží v zadní části očníce. Lépe a dokonaleji jsou vyvinuty jařmové oblouky, které zcela oddělují oční důlky a spánkové jamky. Jejich oči obvykle směřují dopředu a jejich zrakové pole se překrývají (binokulární vidění) a umožňují tak prostorové (stereoskopické) vidění (Lopéz-Torres 2018). Primáti vidí barevně.

Sluch rovněž není tak dobře vyvinutý na rozdíl od hmatu, který je naopak vyvinut obzvláště dobře, speciálně díky hmatovým polštářkům na distálních koncích prstů (Lopéz-Torres 2018),

kteřé jim společně s drápy (u drápkatých opic) zlepšují uchopení a usnadňují jim pohyb ve větvích (Groves 2018).

K dalším anatomickým znakům primátů patří slepé střevo, žlučový váček, dvourohá nebo jednoduchá děloha, varlata umístěna v šourku a nízký počet prsních bradavek (1 až 3 páry mléčných žláz) (Anděra 1997).

Dalším společným znakem všech primátů je pomalé rozmnořování. Doba březosti se pohybuje od 60 dnů (poloopice) po 9 měsíců (lidoopi a člověk). Rodí obvykle jedno mládě (v jednom vrhu mohou být až 3 mláďata), s čímž souvisí delší doba mateřské péče, delší dospívání a dosažení vyššího věku. Menší druhy primátů se dožívají kolem 10 let, ale lidoopi se mohou dožít i přes 50 let. Hmotnost se pohybuje v rozmezí od 55 g až 200 kg, jejich výška nabývá hodnot o 10 cm do 1,75 metrů.

Lebka: krátká obličejová část, velká mozkovna, uzavřené očnice, splynutí obou polovin dolních čelistí. Lebka primátů je složena z několika kostí, které se spojily v jednu a dělí se na neukranium, kde se nachází mozek a na splanchocranium, neboli kostru obličeje. Dále pak obsahuje horní čelist (maxilla a premaxilla) a spodní čelist (mandibula), která drží chrup (Taylor 2018).

Chrup obsahuje 18 až 36 zubů, zubní vzorec: 0-2,0-1,2-4,2-3/0-1,0-1,2-4,2-3, řezáky, špičáky, premoláry (třenové zuby) a stoličky s nízkými korunkami a tupými hrbolky.



Obrázek 2: Mapa rozšíření primátů (M. Anděra 1997) – Většina primátů obývá tropické deštivé pralesy v Jižní a Střední Americe, v Africe, na Madaskaru a v jihovýchodní Asii.

3.1 Polopice (*Strepsirrhini*)

Poloopice si zachovaly řadu primitivních znaků, jako je protažený čenich s delšími smyslovými chlupy, velké oči, poměrně malý mozek se slabě gyrifikovanými polokoulemi. Také nedospěli k binokulárnímu vidění a barvy nedokáží rozlišovat tak dobře jako vyšší primáti. U mnoha poloopic jsou dobře vyvinuté pachové žlázy, s čímž souvisí i lépe vyvinutý čich než u zbytku primátů. Samice mají krátké období říje a rozpýlenou (difuzní) placentu. Ve vrhu jsou obvykle dvě až tři mláďata, většinou se rodí holá a slepá. Na lebce je ještě patrné částečné spojení očníce a spánkové jamky. Počet zubů je proměnlivý od 18 do 38, dolní řezáky rostou často dopředu a vytvářejí hřebínek, který opice používají k pročesávání husté a vlnité srsti, nebo k seškrabování tuhé pryskyřice z kmenů stromů. Hřebínek se čistí pomocí podjazyka (Anděra 1997).

Mají ploché nehty na všech prstech kromě druhého prstu, kde se nachází čistící dráp, který také napomáhá k udržování srsti. Mají rhinárium, což je vlhká nosní špička spojená přes horní ret s dásněmi (Anděra 1997).

Vedou noční i denní život a živí se rozličnou potravou. Nočním druhům napomáhá v noci vidět takzvané tapetum lucidum, které se nachází za sítnicí oka.

Jedná se o malé až středně velké primáty, které dělíme na monofyletické¹ skupiny, které jsou geograficky odděleny do dvou oblastí starého světa: v Africe na jih od Sahary (s výjimkou nejjihnějších oblastí) a v tropech jihovýchodní Asie a na Madagaskaru. Toto rozdělení probíhalo v Paleocénu a Eocénu (Anděra 1997).

3.2 Vyšší primáti (*Haplorrhini*)

Vyšší primáti jsou velice rozmanitá skupina od těch nejmenších druhů, co váží několik gramů až po velké zástupce, jako jsou například gorily, které váží několik metrických centů. Mezi tyto znaky patří: mozek s velkým počtem závitů a rýh, dokonalé stereoskopické a barevné vidění, jediný pár mléčných bradavek na hrudníku a obvykle i menší počet pachových žláz. Srst těchto opic je bez podsady a smyslové chlupy (jen u některých druhů) rostou pouze ve 2 až 5 svazcích nad očima, horním rtem a na bradě, zploštělý hrudník, hluboko postavená dolní čelist a ostré špičáky. U vyšších primátů se nenachází ani rhinárium ani tapetum lucidum jako tomu je u předchozí skupiny. Děloha opic je jednoduchá a placenta terčovitá. Podíváme-li se na lebku poloopice a opice uvidíme značné rozdíly, hlavně v délce obličejové části, u opic je nápadně zkrácená, dopředu směřujícími a zcela uzavřenými očníci. Zkrácení čenichu má za následek zhoršení čichu, který je ze tří základních smyslů nejhůře vyvinutý, naopak zrak je dominantním smyslem u této skupiny primátů (Anděra 1997).

Můžeme je geograficky rozčlenit do dvou podskupin: Opice Starého světa (*Catarrhini*) a Opice Nového světa (*Platyrrhini*). Starosvětské primáty nalezneme v Africe a Asii. Novosvětští primáti

¹ Monofyletismus je stav nějaké skupiny organismů, ve kterém se skupina nachází, pokud zahrnuje příslušníky jediné fylogenetické linie. Monofyletismus je základním požadavkem na přirozené biologické taxony.

obývají neotropické oblasti v Jižní Americe a některé druhy žijí v jižním Mexiku. Poté sem zařídí ještě lidoopi (Anděra 1997).

Primáti mají v poměru s tělem největší mozek ze všech savců, až na některé kytovce. Primáti jsou velice inteligentní zvířata s vysoce dobrou pamětí. Rychle se učí a jsou zvědavá. Musí si zapamatovat, co mohou jíst a co ne a popřípadě kde potravu znovu najít. Mozkové hemisféry jsou dobře vyvinuté a umožňují přesné vidění, které je důležité při zpracování informací ke skoku ze stromu na strom. Všichni vyšší primáti vyjma čeledi mirikinovitých (*Aotidae*) mají denní aktivitu (Lopéz-Torres 2018).

Novosvětské opice (NWM) a Starosvětské opice (OWM) se liší hned několika anatomickými rozdíly. OWM mají blíže k lidoopům a mají tvrdé sedací mozoly, mají úzkou nosní přepážku, také vidí trichromatický (což je známo i u některých druhů Nového světa, jako například vřeštani). Mléčný chrup mláďat má 2é zubů, dospělci mají zubů 32. Ocas nikdy není uchopovací.

Naopak ploskonosé opice (NWM) mají poměrně dobře vyvinutý čich (Lopéz-Torres 2018), širokou nosní přepážku a zachované všechny tři premoláry (Groves 2018). Úzkonosé opice (OWM) nemají Jacobsonův orgán, který je součástí čichového aparátu a třenové zuby se zredukovaly ze tří na dva v horní i dolní části čelisti. Vyvinul se u nich kostěný vnější zvukovod (Groves 2018). Nezduřují se jim genitálie.

Starosvětští primáti zahrnují tři čeledě: kočkodanovití (*Cercopithecidae*), gibbonoviti (*Hylobatidae*) a hominidé (*Hominidae*) (Groves 2018).

3.3 Sociální struktury primátů

Společenské chování primátů je na vyšší úrovni než u většiny savců, je vysoké procentuální zastoupení jedinců žikících ve skupinách a na rozdíl od soliténího (např. orangutan). Vztahy v tlupě se řídí specifickou hierchi. Kromě vedoucího samce (popřípadě samici), je v nich každý někomu podřízen a mnozí někomu „nadřazení“. I systém páření bývá často komplikovaný. Velikost skupiny, ve které jedinci žijí, je proměnlivá (až do 100 jedinců). Nejčastěji se jedná o skupiny, kde je dominantní samec nad samice s mláďaty.

Vztahy mezi jednotlivými jedinci se ve skupině často upevňují takzvaným groomingem, což je vzájemné pečování jeden o druhého, zejména o srst. Za pomoci svých nehtů, drápů a zubů zbavují srst nečistot a zacuchaných chlupů. Groomingem dokáží trávit značnou část dne. Zmíněné chování není jen součástí rodičovské péče, také se tím upevňují vztahy mezi pářícím se párem, nebo určuje postavení ve společenském žebříčku. Nízko postavení jedinci se starají o srst člena tlupy, který má vyšší postavení ve skupině, za účelem získání jeho přízeň (Uhlenbroek 2008).

3.3.1 Monogamie

Monogamie je sociální systém, kdy zvířata vytvářejí trvalé páry. Jedná se o způsob života, který můžeme najít například u poloopice *Cheirogaleus major*. U gibbonů si nejsme tímto zařazením zcela jisti. Do nedávna byli považováni za monogamní druhy. Ale dle nedávných poznatků je

třeba tvrzení korigovat, protože u některých druhů gibbonů byl zaznamenán jiný sociální systém (např. polygamie). Jedním z důvodů může být nedostatek nových oblastí, na kterých by si mladý samec mohl vytvořit své vlastní teritorium. Jmenujme i skupinu mimo primáty: monogamie se vyskytuje například u supů, kteří jsou velice žárliví a záletnictví trestají. Dále u bobrů, kteří se svou partnerkou staví hráze, kde potom spolu společně žijí a vychovávají mláďata aj.

Termín monogamie byl vědci používán u živočišných druhů, u nichž se zdálo, že žijí a páří se stejně jako tomu je u člověka (Wundt 1894). Tyto monogamní druhy byly pro mnoho vědců příkladem a modelem pro pochopení lidského chování a jeho evolučního původu (Wundt 1894, Fuentes 1998, Reichard 2003, Reno a kol. 2003). To platí zejména pro primáty, kteří jako skupina vykazovali větší podíl druhů tradičně charakterizovaných monogamií (Kleiman 1977, Munshi-South 2007). Používání pojmu monogamie, se stalo kontroverzním počátkem 90. let. Bylo prokázáno, že mnoho druhů ptáků, u nichž se předpokládalo, že jsou monogamní, generovalo potomky u jiných jedinců než svého partnera (Bray a kol. 1993). Totéž platí i pro druhy primátů, u nichž se předpokládá, že jsou monogamní, i u nich se potvrdilo, že často mají mimopartnerké potomky (Reichard 1995, Fietz a kol. 2000). Právě tato zjištění vedla k vytvoření dvou konceptů monogamie – sociální monogamie a genetická monogamie (Gowaty 1996 a Reichard 2003). Sociální monogamie byla definována jako sociální struktura skládající se ze samce a samice žijící spolu jen jako dvojice, nebo jako pár se svými potomky, přebývajících s nimi po delší dobu. Mezi další charakteristiky (ne všechny znaky se musí projevovat u každého druhu) patří společná obrana teritoria, vysoce koordinované chování v oblasti rozdělení rolí a povinností samců a samice v páru, otcovská péče, nevýrazný sexuální dimorfismus, a další známky partnerství jako je smutek po partnerovi, který byl oddělen, také si dávají navzájem přednost před cizími jedinci (Mendoza & Mason 1986).

Tecot a spol. (2016) navrhli nové schéma definic pro monogamii ve snaze oddělit často zaměňované pojmy, které by se daly do češtiny přeložit jako „pár spolu žijící“ (pair-living) a „párové pouto“ (pair-bonding) a monogamie. Navrhli definici „pair-living“ jako dvou dospělých a jejich nepohlavně dospělých potomků, kteří spolu sdílí domovský okrsek. „Pair-bonding“ jako dlouhodobý sociální vztah mezi dvěma jedinci (jedinci opačného pohlaví, ale i vztah matky a mláďete) a „monogamii“ jako systém páření a rozmnožování se sexuální exkluzivitou. Poté, co toto zkoumali na lemurech (kteří byli charakterizováni jako „pair-living“ i „pair-bonding“), došli k závěru, že hypotéza obrany zdrojů (dostupnost potravních zdrojů a potenciálních partnerů má na sociální uskupení velký vliv) nejlépe vystihuje sociální strukturu tohoto druhu.

3.3.1.1 Promiskuitivní systém

Samice se páří s více samci a samci se páří s více samicemi. K promiskuitě obvykle dochází, když jeden samec není schopen „uhlídat“ skupinu samic. Důvodem může být rozsáhlé území, ve kterém se samice pohybují, a je mnohem širší než teritorium samce (není schopen ubránit širší území), samice tedy interagují s více muži. Další důvod může být, že samci i samice žijí ve velkých skupinách, jediný samec tedy nestačí na velké množství samic. Ve velkých skupinách

má tento systém i své výhody vzhledem k tomu, že nikdo neví, kdo je první otec mláďat nedochází tak k infanticidě.

3.3.2 Polygamie

Polygamie se týká buď jednoho samce, který se páří s několika samicemi, nebo jedné samice, která se rozmnožuje s více samci. První případ nazýváme polygymií. Samice přebírá odpovědnost za většinu rodičovské péče, protože jediný samec není schopen se starat o všechny své potomky. Například samec, který obsadil území s dostatkem zdrojů láka ostatní samice, protože jeho schopnost ubránit takové území signalizuje dobré geny pro budoucí potomky. Samice se tedy rády páří s jedním geneticky výhodným samcem i za cenu, že jim nebude pomáhat s péčí o mláďata. Například samec u ptačího druhu *Indicator xanthonotus* brání včelí úly, protože samice se živí včelím voskem. Když se samice přiblíží, aby ochutnala včelí vosk, samec se s ní spáří.

Kromě zdrojů se další typ polygamie nazývá Lek systém. Jedná se o systém, kde druh má společnou oblast námluv, kde se samci předvádí a samice si vybírají toho nejlepšího samce. Takové chování můžeme vidět například u Tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*).

Druhý typ polygamie, kde se samice páří s více samci, se nazývá polyandrie, v češtině mnohomužství. Polyandrie je vzácná, protože se v ní obrátí sexuální role, kdy samec investuje do potomků více a samice méně. *Syngnathinae*, zvíře příbuzné mořským koníkům, je polyandrické, samice soupeří o samce a stejně jako u mořských koníků i samice předá svá vajíčka samcům. Samec je oplodní a chrání ve své kapsičce. Mořští koníci jsou ale monogamní, zatímco *Syngnathinae* jsou polygamní.

3.3.2.1 Fission-fusion

Fission-fusion je způsob sociální struktury, ve které se počet jedinců skupiny během dne mění. Například v noci se skupina početně zvětšuje, aby měla větší šanci na přežití oproti potenciálnímu predátorovi, ale přes den, kdy skupina hledá potravu, se rozdělí, aby jedinci měli větší šanci na nalezení přiměřeného množství potravy pro sebe samotné. Příkladem jsou šimpanzi, sloni a netopýři.

3.3.2.2 Ostatní

Zajímavé sociální struktury můžeme najít například u Paviána pláštíkového (*Papio hamadryas*). Každý samec má svou skupinku samic, se kterými se páří, ale zároveň tvoří skupinky s dalším samcem, který má svou vlastní podjednotku samic. Většinou se spolu sdružují příbuzní samci, což může být výhodou pro chov těchto zvířat v zoologických zahradách. Dále můžeme zmínit Drila, kde se samci sdružují do skupin a zdržují se poblíž samic, dokud nepřijde vhodná doba na páření.

3.3.3 Soliterní život

Soliterní život neboli život jednotlivce o samotě bez partnera, bez potomků, bez ostatních členů skupiny není u primátů tak známý, ale můžeme ho pozorovat například u čeledi makiovitých, orangutanů a ksukola ocasatého. Jedná se o sociální strukturu, kdy samec i samice žijí zcela odděleně a schází se pouze v době páření. V jiném období samice často není ochotna samce ani tolerovat. Samice pak vychovává svého potomka sama, dokud není schopen se o sebe postarat sám.

Pokud nezůstaneme jen u primátů, můžeme jmenovat mravenečníka velkého (*Myrmecophaga tridactyla*), jako dobrý příklad pro soliterní způsob života. Mravenečník velký se může pářit po celý rok. Pár spolu zůstává až tři dny, během kterých kopulují (Rodrigues et al. 2008). Samice zůstává se svým mládětem, než se osamostatní, což bývá obvykle do deseti měsíců od jeho narození (Smith 2007).

Dalším příkladem je rypouš kapský (*Georychus capensis*). Páří se v létě, kdy bubnují zadními nohy po stranách svých tunelů (Narins 1992). Březost trvá okolo 46 dnů, mláďata se rodí slepá a bezsrstá, rychle rostou a okolo 7 týdnů svého věku odcházejí od matky a budují svou vlastní noru (Bennett 1988).

Dále to jsou například tygři, tapíři čabrákoví a lišky.

4 Giboni (Hylobatidae)

Jedná se o jedny z nejvýznamnějších primátů. Čeleď gibbonovití se na základě molekulárních dat oddělila od linie vedoucí k rodu *Homo* před 22 - 16 miliony let v období miocénu. Historie gibbonů není moc známa, a tak jejich evoluce může být pouze odhadována z rozboru nynějších gibbonů. Před 8,9 miliony let došlo k vlastní radiaci gibbonů na dnes známé čtyři rody: *Hylobates*, *Hoolock*, *Symphalangus* a *Nomascus*. Molekulární data naznačují, že tyto čtyři skupiny se od sebe liší stejně jako šimpanzi od lidí. Dříve však byly rozlišovány pouze dva rody: simang, kam patřili simangové a zbytek patřil pod rod *Hoolock*. Rozdíly mezi těmito dvěma skupinami byly jasné, díky hrdelnímu vaku a blánou mezi 2. a 3. prstem na zadní končetině u simangů. Existence čtyř rodů je jasná, ale názory na existující poddruhy je rozdílný, vědci se zatím neshodli na jejich počtu. Každý rod gibbonů se liší určitými anatomickými rozdíly, jako je tvar lebky, vokalizace a DNA a rozdílný počet chromozomů.

Giboni žijí v jihovýchodní Asii, od severovýchodní Indie přes Baramu, Jižní Čínu, včetně Malajského poloostrova až po ostrovy Velkých Sund. Jejich biotopy jsou tropický či subtropický stále zelený deštný prales, původně primární, ale v dnešní době vzhledem k odlesňování začínají obývat i sekundární deštný prales.

Giboni sdílejí řadu společných znaků a vlastností s ostatními členy Hominoidea, jako například široký hrudník, dorzálně umístěné lopatky, dlouhé klíční kosti, výrazně dlouhé přední končetiny a úzké a protáhla tlapy na obou končetinách, zkrácená část páteře v bederní oblasti, více bederních obratlů a poměrně široká kyčelní kost (Geismann et al. 2000).

Jedná se o středně velké monomorfní primáty (na rozdíl od polymorfie, která se vyskytuje například u psů). Mají 5-12 kg jako dospělci. Nejmenší z čeledi je rod *Hylobate*, naopak největší z gibbonů je simang a rody *Nomascus* a *Hoolock* dosahují v průměru kolem 7 až 8 kg. Mláďata se pohybují mezi 250 až 350 gramy. Tato nízká hmotnost jim umožňuje se pohybovat i po tenkých větvích v korunách stromů. Rod *Nomascus* nepatří sice mezi nejtěžší z čeledi gibbonovitých, blízko za ním je rod *Symphalangus*. Délka pyjové kosti se taky liší v rámci rodu. Nejdelší je u Simangů, dosahuje délky až 14,5 mm. Naopak nejkratší pyjová kost se vyskytuje u rodu *Hylobates* o délce 4,5 až 6,5 mm. U rodu *Nomascus* je zakončena hákovitým hrotem a měří 8,2 – 12,1 mm. Rod *Hoolock* má pyjovou kost délky 6,4 až 8,1 mm (Groves 1972).

Zubní vzorec je 2123/2123 (tedy dohromady 32 zubů), který se nijak neliší od starosvětských primátů a velkých lidoopů (Zihlman et al. 2011). Špičáky jsou více výrazné než u ostatních



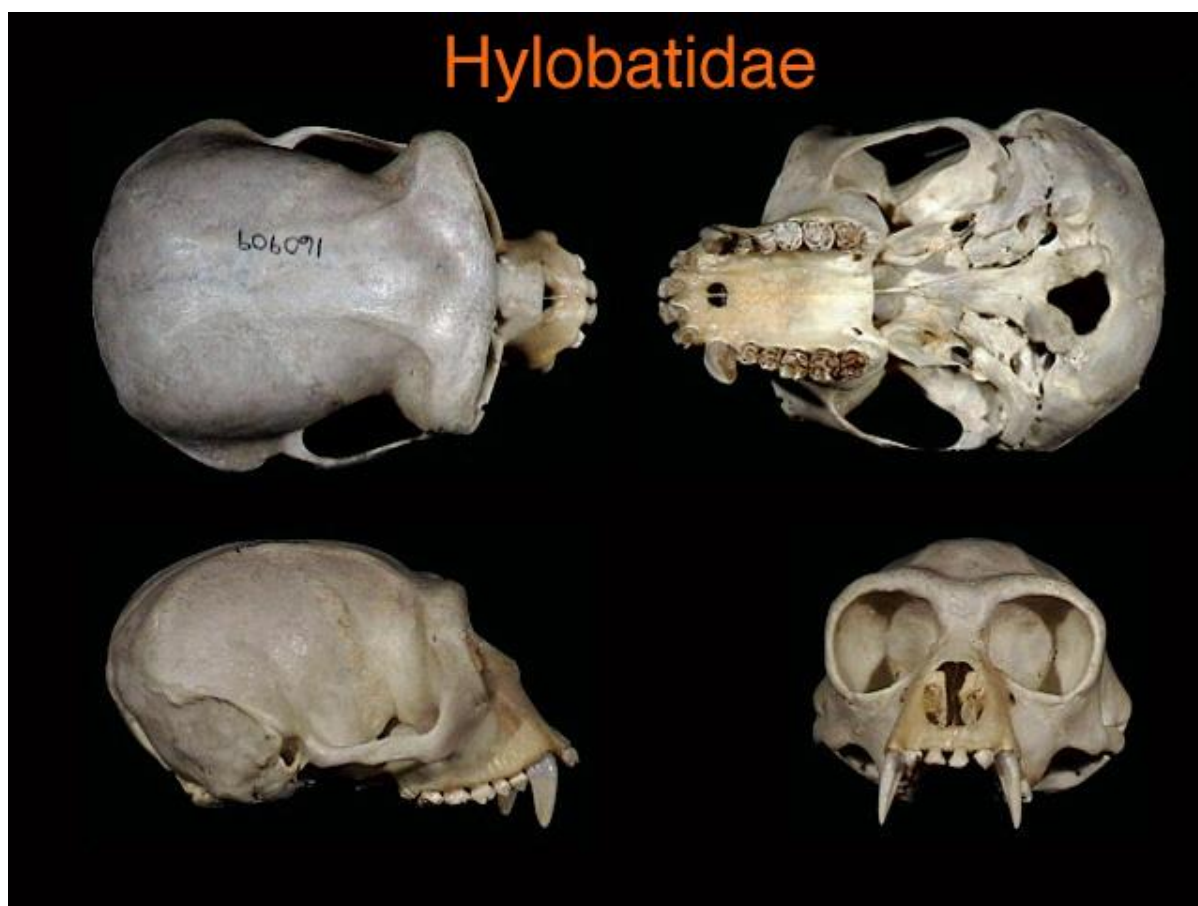
Obrázek 3

https://animaldiversity.org/collections/contributors/anatomical_images/family_pages/primates/primate_teeth//medium.jpg

hominidů, ale jsou sexuálně dimorfní. Horní stoličky mají obvykle cingulum (konvexní výčnělek v dolní třetině cervikální třetině zubu).

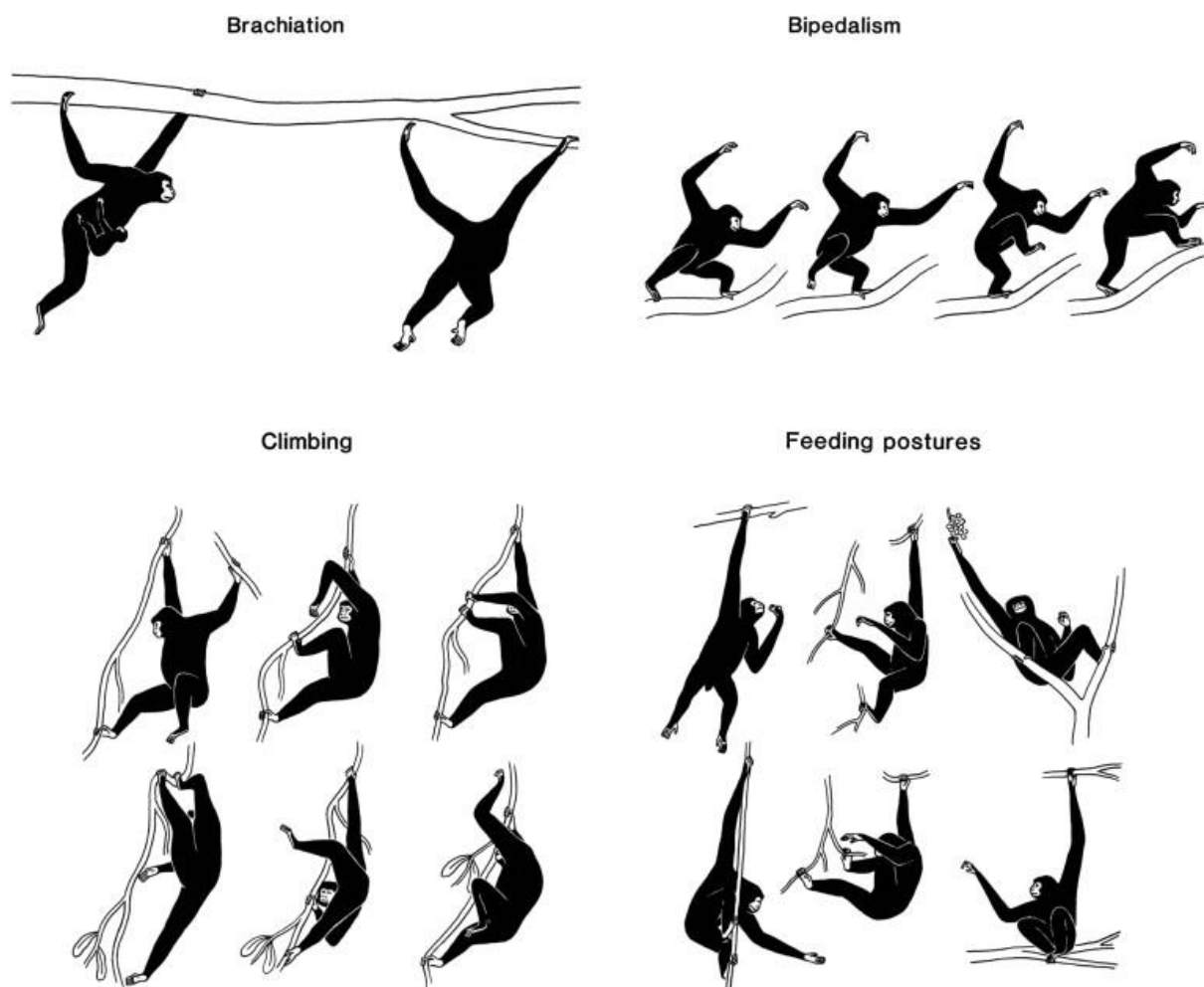
Giboni patří mezi primáty, jejichž nosní dírky jsou blízko u sebe a směřují dopředu, mírně dolů. Postrádají lícni vaky. Jejich lebka se podobá ostatním hominidům, mají krátký rostrum, zvětšenou mozkovnu a velké očníce směřující dopředu (The Editors of Encyclopaedia Britannica 2005).

Giboni jsou striktně arboreální (pohybují se a krmí ve středních a horních patrech stromů a prakticky nikdy neklesají na zem) primáti. Přední končetiny jsou výrazně delší než zadní, které požívají k jejich charakteristickému pohybu – brachiace, pohyb v korunách stromů až 30 metrů vysoko, podobnému ručkování. Větší giboni se pohybují pomaleji a jejich pohyb připomíná kyvadlo, zatímco menší a lehčí giboni mají pohyby prudší a ráznější. Během krmení



Obrázek 4 <https://animaldiversity.org/accounts/Hylobatidae/>

používají rozvážnější čtyřdobé lezení, když se pohybují mezi malými koncovými větvemi. Mají nejdelší předloktí ze všech primátů (Deng & Hou, 2016), jedním švihem dokáží překonat vzdálenost až 10 metrů. Vedle toho jsou schopni chodit po dvou (bipedie) ať už na větvích či po zemi, tento pohyb využívají více než ostatní primáti, jestliže nepočítáme člověka. Mají redukovaný ocas. Palec je zachován, je prodloužen a účastní se hákového úchopu, což jim umožňuje se dobře pohybovat v korunách stromů. Mají zachované sedací mozoly a u samic lze pozorovat malé otoky na genitáliích během estrálního cyklu.



Obrázek 5 https://ars.els-cdn.com/content/image/3-s2.0-B9780123786326000070-f07-07-9780123786326.jpg?_

Foliforní-frugivurní primát – živí se tedy převážně listy, ovocem, květy a výhonky (tvoří 65–73 % i více z celkového příjmu potravy) (Chivers 1984). Větší giboni jako siamangové jedí především listy, zatímco menší giboni spořádají více ovoce. Gibon černý (*Nomascus concolor*) také sežere více listů, než jiné druhy. Gibon malý (*Hylobates klossii*) z ostrova Siberut je neobvyklý tím, že nejí listy, pouze ovoce a bezobratlé živočichy. Dále se živí hmyzem, ptačími vejci, někdy loví i větší obratlovce (údaje z Číny). V potravě jsou sezónní, na což je potřeba myslet při chování gibona v lidské péči. Giboni potravou a jejím hledáním tráví většinu dne. Listožraví giboni se obvykle pasou spolu jako celek a mají menší denní okruhy (1 km, i méně) i domovské okrsky (18 – 50 ha) oproti menším zástupcům gibonů. Ti se často pasou jednotlivě, přičemž členové jedné rodiny jsou rozděleni až několika stovkami metrů a mají větší denní okruhy (2 km) i domovské okrsky. Toto souvisí i s preferencí potravy, listy a rozptýlené plody. Listy může využít celá skupina gibonů, ale rozptýlené plody se lépe hledají jednotlivci. Navíc, při společném stravování se fíky, jsou často starší giboni dominantní nad mladšími a k potravě by se tak mladší členové ani nedostali. (Yi et al. 2020).

Barva srsti těchto lidoopů může být monochromatická, dichromatická, nebo polychromatická, je obvykle černá, šedá nebo nahnědlá, často s bílými znaky na ruce, nohou a oblasti obličeje (Mootnick 2006).

Ovariální cyklus je proměnlivý: 16 až 27 dnů. Délka gravidity je 7 měsíců. Porodní interval je poměrně dlouhý, 2 až 5 let, protože rodiče se o potomka vcelku dlouho starají. (Rafacz et al. 2013). Samice je březí přibližně 200 dnů a mláďata kojí asi dva roky, po tu dobu se mládě drží matky, která ho nosí na břicho. Samice nemají žádné znaky pohlavního cyklu, určit jestli je samice v říji je náročné (Marshall & Sugardjito 1986; Choudhury 1991). Pohlavní dospělost je individuální, údaje se liší, ale pravděpodobně u samců, dle druhu – 5 až 7 let, samice - 4 až 6 let, u siamangů ve věku 8 až 9 let (Barelli et al. 2007). Po dosažení pohlavní dospělosti jedinec opouští skupinu za účelem nalezení partnera a nového teritoria. Otcovská péče u gibbonů taky hraje svou roli, ale až od 6 měsíců věku mláďate. Sociální skupina může mít na dospívající mládě vliv. Giboni se dožívají v podstatě vysokého věku, v lidské péči až šedesáti let, ve volné přírodě je dosáhnutý věk proměnlivý, od dvaceti do čtyřiceti let (Palombit 1995; Burns et al. 2011).

Vokalizace u gibbonů je druhově a pohlavně specifická a je produkována jako sólové či duetní zpěvy. Akustická struktura samců se většinou skládá z kratších slabik než u samic. Jejich písně jsou velmi dlouhé a jsou zpívány ve stejných časech během dne, často v ranních hodinách. V případě siamangů obě pohlaví v duetní písni zpívají současně, zatímco u jiných druhů se samec se samicí střídá. Jsou velmi teritoriální – vokalizací hájí své teritorium. Díky duetům se upevňují rodinné a párové vztahy. Samice si také může samce dle zpěvu vybírat, jelikož samec v době dozrání dospělosti se často přesouvá ke kraji svého rodného území a zpívá, aby získal samičku (Geissmann et al. 2000).

Giboni jsou vybaveni mnoha obličejovými svaly, které používají k provádění různých pohybů obličeje, přesto však se zdá, že jejich komunikace není tak komplikovaná, jako u pozemských, či více sociálních druhů. Projevy obličeje byly pozorovány napříč různými sociálními kontexty. Několik z nich byly téměř výhradně používány v případě, že se příjemce vizuálně účastnil. Toto je důkaz, že giboni přizpůsobují použití svého výrazu v obličejí chování publika (Waller 2012). Giboni byli ještě do nedávna považováni za monogamní zvířata, což se dnes už ukazuje, že není zcela pravda. Můžeme říci, že převážně tvoří skupiny s jedním „hlavním“ dospělým párem a jejich dospívajícími potomky, nicméně tvoří i polygynní a polyandrické skupiny. A jejich „jaderné rodiny“ jsou často rozšířeny o další jedince než jen rodiče a potomci.

Podle červeného seznamu IUCN je několik zástupců gibbonů ohrožena vyhynutím a spadají tak k nejhroženějším skupinám primátů (Mootnick 2006). Většina druhů je považovaná za ohrožené (EN –endangered), nebo kriticky ohrožené (CR –critically endangered). Příčin je několik: ilegální lov, chování gibbonů jako domácích mazlíčků, jejich využívání v tradiční medicíně. Dalším problémem jsou taky zásahy do přírody, které ničí jejich přirozené prostředí pro život, jako je nezákonná těžba dřeva, zemědělský zásah a podobně. Lov je hlavní problém ve Vietnamu. V některých oblastech se používají léčivé přípravky, které se nazývají „cao“ a jejich hlavní přísadou jsou giboní kosti. Ke snižování počtu jedinců napomáhají i přírodní jevy, jako jsou povětrnostní podmínky, letní požáry nebo inbreední deprese. Jelikož giboni mají pomalou reprodukci, tak hrozí masivní vymírání celé této čeledě.

Chování a ekologie různých druhů gibbonů je pouoruhodně jednotná s ohledem na hluboké genetické rozdíly a široký geografický rozsah (Bartlett 2011). Navzdory této uniformitě byly

však zdokumentovány roudíly v chování a ekologii mezi dvěma sympatrickými druhy, simangem a gibonem Lar, kteří se společně vyskytují v lesích západní Malajsie a Sumatry. Všechny druhy gibonů upřednostují spíše vlhké primární lesy než sekundární, nebo říční lesy, ale simangové se vyskytují ve vyšších nadmořských výškách a častěji v horských oblastech, na rozdíl od gibona lar.

Tabulka 1 Přehled gibonů (Hylobatidae)(převzato z Šedivá 2019, autor: Reichard et al. 2016)

Rod	Druh		
	Latinský název	Anglický název	Český název
NOMASCUS	<i>N. gabriellae</i>	Southern yellow-cheeked crested gibbon	gibon zlatolící
	<i>N. leucogenys</i>	Northern white-cheeked crested gibbon	gibon bělolící
	<i>N. hainanus</i>	Hainan crested gibbon	gibon hainanský
	<i>N. concolor</i>	Western black crested gibbon	gibon černý
	<i>N. nasutus</i>	Eastern black crested gibbon	gibon černochocholatý
	<i>N. siki</i>	Southern white-cheeked crested gibbon	gibon siki
	<i>N. annamensis</i>	Northern yellow-cheeked crested gibbon	x
SYMPHALANGUS	<i>S. syndactylus</i>	Siamang	siamang
HOOLOCK	<i>Ho. tianxing</i>	Gaoligong hoolock gibbon	x
	<i>Ho. leuconedys</i>	Eastern hoolock gibbon	gibon hnědohřbetý
	<i>Ho. hoolock</i>	Western hoolock gibbon	gibon hulok
HYLOBATES	<i>H. lar</i>	Lar gibbon	gibon lar (gibon běloruký)
	<i>H. pileatus</i>	Pileated gibbon	gibon kápový
	<i>H. abbotti</i>	Abbott's grey gibbon	x
	<i>H. klossii</i>	Kloss's gibbon	gibon malý
	<i>H. moloch</i>	Silvery gibbon	gibon stříbrný
	<i>H. funereus</i>	East Bornean grey gibbon	x
	<i>H. muelleri</i>	Muller's gibbon	gibon Mullerův
	<i>H. albibarbis</i>	Bornean white-bearded gibbon	gibon bělobradý
	<i>H. agilis</i>	Agile gibbon	gibon tmavoruký

4.1 Rod Hoolock

Dříve uváděn jako *Bunopithecus*. Rozšíření: Assam, Bangladéš, Barma. Spadají sem tři druhy: *Hoolock Hoolock* (gibon hulok), *Hoolock leuconedys* (hulok hnědohřbetý) a *Hoolock tianxing*. Mají nejméně chromozomů, $2n = 38$ (Chatterjee 2006; Prouty et al. 1983). Výrazný dichromatismus barvě srsti – samci jsou celí černí kromě bílého obočí a samice jsou světlejší barvy. V mládí mají obě pohlaví barvu samce, tedy stříbrné pruhy nad očima, proto se mu často říká „gibon s bílým obočím“. U samic bílá skvrna obklopuje téměř celý obličej. Mláďata jsou šedá, až nahnědlá, ale obličej, dlaně a chodidla jsou černá. Srst obou pohlaví je hustá a ve slabinách tvoří delší chumáče.

4.2 Rod Hylobates

$2n = 44$ chromozomů. Zahrnuje 9 druhů. Vyskytují se od Indočíny přes Malajsii, Sumatru, Borneo a Jávu. Tři hybridizační zóny: Thajsko - gibon lar (*Hylobates lar*) a gibon káповý (*Hylobates pileatus*), Borneo – gibon bělobradý (*Hylobates albibarbis*) a gibon müllerův (*Hylobates mulleri*) a Malajsie - gibon lar a gibon tmavoruký (*Hylobates agilis*). Typický polymorfismus ve zbarvení, najdeme zde dichromatismus, polychromatismus i monochromatismus. Nejznámější a nejběžněji chovaný druh v zoologických zahradách je gibon lar. tento druh se vyskytuje od jihu Číny přes Malajsii, až po sever Sumatry, zahrne pět poddruhů. Podruh gibona Lar (*H.l.yunnannensis*) je pravděpodobně vyhuben.

Larové jsou skupina gibonů, kteří jsou mají nejhustší ochlupení na těle. Gibon tmavoruký (*Hylobates agilis*), který žije na Sumatře jižně od jezera Toba a na Malajském poloostrově mezi řekami Perk a Mufah, může být pálený, nebo černý a má bílé znaky na obličejí (obrázek 6: A a B²). Gibon lar na severní Sumatře a na většině Malajského poloostrova na sever přes Thajsko do čínského Yunnanu je podobný, ale má bílé končetiny (obrázek 6: C³). Gibon káповý (*Hylobates pileatus*) z jihovýchodního Thajska a západní Kambodže má bílé ruce a nohy, samec je černý a samice žlutohnědá s černou „čepicí“ a skvrnou na hrudi (obrázek 6: D⁴). Rozdíl v barvě přichází s věkem, mladiství jsou žlutohnědí a obě pohlaví postupně tmavnou, ale samci

² - <https://www.biolib.cz/IMG/GAL/358545.jpg> a

https://lh3.googleusercontent.com/proxy/NfL5ys24eedaEAPs2RorZ_7cLpIHKhvdmwGLH - BUloNeGnl8FKB8RFvdMja2wLP2mD-NvpQaK_-8lpQ3Dcvd5LHcrzs5So4sJL2mw8v-Igx6LNJi93k3zNvAQ

³ https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/38/Hylobates_lar_pair_of_white_and_black_01.jpg

⁴ https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4a/At_the_Psychiatrist_%282926544583%29.jpg



Obrázek 6: obrázek A, B – gibbon tmavoruký (*Hylobates agilis*), obrázek C – gibbon lar (*Hylobates lar*), obrázek D – gibbon kápový (*Hylobates pileatus*), obrázek E – gibbon malý (*Hylobates klossii*)

mnohem rychleji. Gibbon malý (*Hylobates klossii*) z ostrovů *Mentawai* západně od Sumatry je od narození až do smrti je zbarven černě (obrázek 6: E⁵).

4.3 Rod *Nomascus*

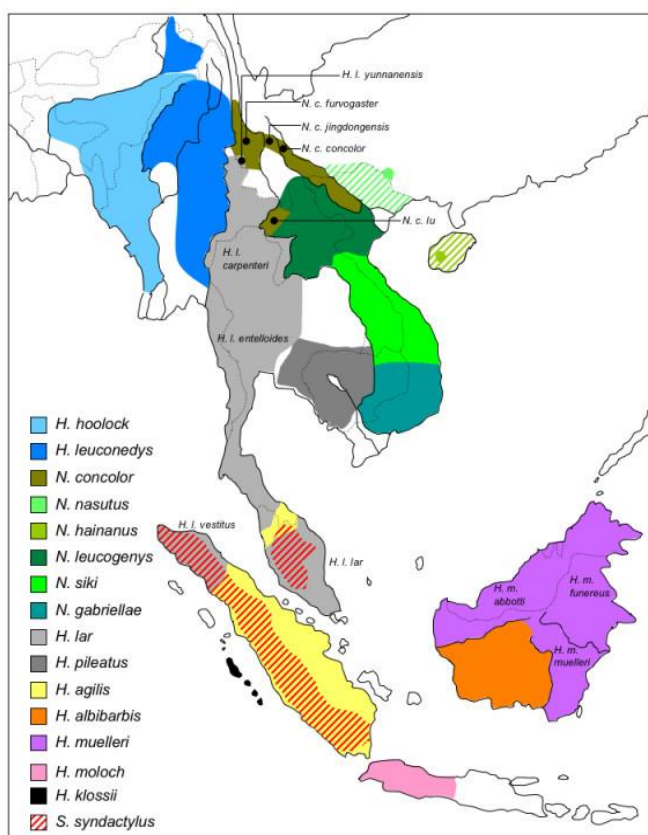
Počet chromozomů je $2n = 52$. zahrnuje 7 druhů. Rozšíření: Čína, Vietnam, Kambodža a Laos. Nabývá hmotnosti okolo 6 kilogramů. Výrazný dichromatismus, mláďata se rodí jako krémová, do dvou let zčernají (což je barva samce), samice pak opět přebarvují na krémovou barvu,

⁵ <https://www.biolib.cz/IMG/GAL/274966.jpg>

zatímco samec zůstává černý. Samci mají na hlavě vzpřímený chomáč chlupů a hrdelní vak. Černá srst je u samic v době dospívání často matoucí, jelikož v této době pohlavní orgány samice i samce vypadají podobně je těžké rozeznat, jestli se jedná o samici či samce (Fuentes 200). Toto přebarvování může mít význam v sociálních vztazích, kdy dospělý samec ví, že mládě má jinou barvu, v tom případě ho barva upozorní, že mu zatím nehrozí žádná konkurence a hrozba. Gibon hainanský (*Nomascus hainanus*) a gibbon černochocholatý *Nomascus nasutus* patří mezi nejohroženější primáty. Gibon hainanský obývá ostrov Hainan a studie říkají, že existuje už pouhých 25 jedinců (Geissmann 2002).

4.4 Rod *Symphalangus* (siamang)

Počet chromozomů je $2n = 50$. patří sem jediný druh – siamang (*Symphalangus syndactylus*), který má dva poddruhy, kontinentální formu (*Sympalanguss continentis*) a ostrovní formu (*Symphalangus syndactylus*). První forma se vyskytuje na jižním Thajsku, severozápadní a centrální Malajsii, druhá forma obývá severozápadní část Sumatry. Mají srostlý 2. a 3. prst na zadní končetině (syndaktylie). Největší a nejtěžší gibbon, asi 11 kg i více. Je monochromatický, samec i samice mají stejnou barvu – černou, jsou tedy hůře rozpoznatelní. Holý hrdelní vak, který jim umožňuje vydávat mnohem hlubší zvuky. Velmi výrazná otcovská péče o potomstvo. Žije na stejných územích jako orangutan sumaterský a giboni rodu *Hylobates*. Bylo pozorováno, že žije i solitérně.



Obrázek 7: Výskyt čeledě gibbonovití - <https://www.researchgate.net/publication/41941560/figure/fig1/AS:216485705326593@1428625622300/Geographical-distribution-of-gibbons-based-on-2-5-23-41-Dotted-and-solid-lines.png>

5 Úvod do problematiky premisy o monogamnosti gibbonů

Původní chápání sociální struktury gibbonů bylo založeno na relativně krátkodobých studiích jedné či dvou skupin. Průkopnická práce Carpentera (1940) a Ellefsona (1974) týkající se gibona lara ukazuje systém vysoce teritoriálního a striktně monogamního druhu žijícího v úzkých rodinných skupinách. Mladí jedinci jsou jedincem stejného pohlaví donuceni opustit skupinu v době dospělosti a najít si partnera a obsadit nové území. Mapování přirozeného rozptýlu a sktruktury skupiny gibbonů bylo zpomaleno, protože zřídka známe věk a místo narození mladých ve skupinách, nebo genetické vztahy jednotlivců ve stejné skupině, nebo jejich příbuznost se členy jiné skupiny. Studie jsou zřídka zaměřeny na více než jednu habituovanou skupinu (skupina vázaná na konkrétní teritorium), což nám prakticky neumožňuje replikovat pozorování na další skupiny s nenarušeným meziskupinovým chováním.

První, kdo opravdu zpochybnil názor, že giboni nežijí v úzkých rodinách, byl Palombit (1994). Právě on shrnul šestiletou historii změn ve skupině u gibona lar a Simanga.

5.1 Příklad publikace, která představuje gibony jako nemonogamní druh

W. Y. Brockelman (1998) se svým kolektivem sledoval skupiny gibbonů nejméně osmnáct let s určitými mezerami, kdy nebyli pozorovatelé na místě studie. Ale vzhledem k tomu, že změny ve skupinkách gibbonů nejsou příliš časté, je možné přestávky v pozorování považovat za zanedbatelné v takto dlouhodobé studii. Výsledky pozorování jsou v rozporu s tradičním názorem, že giboni žijí v úzkých rodinách, které se skládají z páru a jejich potomků, které rodiče pak z území vyženu v době dosažení dospělosti.

Například v jedné skupině, kde dospělý samec už nestíhal tempo své skupiny, byl vyhnán a nahrazen mladším samcem, ale ne na dlouho. Samec se brzy přesunul k jiné skupině, kde nahradí dospělého samce. Přestože měl na svém původní území potenciální partnerku (jeho matku), tak odešel ze skupiny, šlo nejspíše o zamezení inbreedingu. Jeho dva bratři zůstali po nějakou dobu s matkou, ale ta za nedlouho území opouští, a tak se přidali ke stejné skupině jako jejich nejstarší bratr. Nejstarší bratr si jich nevšímal a na svém území je toleroval, dokud však nedosáhli subadultního věku (kolem osmi let, samci si začínají hledat samice). Nejmladší z bratrů byl přijat do skupiny zcela bezproblémově, jeho bratr mu věnoval stejně péče jako svému vlastnímu synovi, tudíž zastal roli otce u obou mladistvých.

V jiné skupině se nečekaně objevil desetiletý samec. Samec této skupiny se ho snaží vyhnat, ale marně. Po nějaké době to vzdává a druhého samce ve skupině toleruje. Oba dva se samicí zpívají duety.

Bylo sledováno i několik případů, kdy se spojili jedinci, kteří byli svobodní a zaujali místo obvykle blízko rodičovské skupiny. Často však docházelo k tomu, že jedinec nahradil dospělé ve skupině. Takové skupiny se mohou podobat jaderním rodinám, věkovou strukturou i sociálním chováním. Takové chování může být způsobeno naplněnou kapacitou území, subadulti se neměli kam přesouvat. Samci tedy často musí o nové území bojovat, protože neobsazených míst je málo. U prvního samce však ale hrál vekou roli inbreeding, takže důvody

pro disperzi se navzájem nevylučují a záleží na jednotlivci, který z důvodů je zrovna nejdůležitější.

U primátů, jako jsou kosmani a tamaríni, můžeme často vidět, že o potomka se starají i jiní jedinci, například starší sourozenci. Pro rodiče by mělo být výhodné tolerovat ve skupině i jiné jedince než přímé potomky. To platí i pro potomky, co už dosáhli věku subadultů. Takové výhody se mohou objevovat u gibbonů, kteří netvoří tradiční rodiny, ale může se jednat i o jiné výhody, než je krmení sourozenci. Mezi další výhody může patřit i zlepšování fyzické zdatnosti jedinců při hrách a podpora při bránění území. Další výhodou pro dospělého samce, který má ve skupině subadulta je i to, že jsou pro něho vytvořeny podmínky a možnost kopulovat se samicemi ze sousedních teritorií. Subadultní samec odláká pozornost z jiné skupiny a druhý samec může mezi tím vniknout na jeho území a pářit se s jeho samičkou.

5.2 Problém monogamie

Monogamie je obecně definována jako „prodloužený vztah a v podstatě výlučný vztah páření mezi jedním samcem a jednou samicí“ (Wittenberger & Tilson, 1980).

Samice gibbonů vkládají do péče o potomka většinou mnohem více energie než jiné druhy. Samice jsou tedy limitovány distribucí energetických zdrojů, zatímco samec je omezen distribucí samic (Williams 1966; Trivers 1972). Navíc je nucen o ně soupeřit a jeho reprodukční schopnost úzce souvisí s počtem samic, které mohou oplodnit (Wilson 1975; Wrangham 1979). Z tohoto důvodu se očekává, že velice málo druhů bude vykazovat monogamní sociální systém, který omezuje samce na páření se pouze s jednou samicí a tím snižuje jejich potenciální reprodukční úspěch (Wilson 1975; Wrangham 1979). Řád primátů obsahuje druhy, které jsou považovány za monogamní, proto jsou pro zkoumání tohoto systému skvělým příkladem.

Další pojmy, které souvisejí s tématem monogamie, jsou „rodinná jednotka“ a „párová vazba“. Oba pojmy se vztahují ke stejnému párovému prvku: zvláštní a exkluzivní vztah mezi jedním samcem a samicí. Schéma jednotky monogamní rodiny doprovází také předpoklad věrnosti a střežení členů skupiny (Fuentes 2000).

Až do nedávna se považovala 3 % savců, kteří nepatří do primátů a až 15 % primátů, za monogamní (Kleiman 1977; Rutberg 1983; Kinzey 1987). Avšak aktuálnější studie z roku 1999 (Fuentes 1999) prokázala, že uvedená hodnota v procentech je u primátů je mnohem nižší a blíží se spíše k číslu, které charakterizuje celou skupinu savců.

6 Párové pouto a skupiny s dvěma dospělými

„Párové pouto“ (pair bond) se pro některé druhy taxonomie stává základní jednotkou sociální organizace (např. lemuři, giboni a lidská společnost). Zaměření na párovou vazbu je primárně zakořeněno v hledání jejího evolučního nebo funkčního původu, způsobu jakým mohou selekční tlaky „produkovat“ párové vazby a jak párová vazba souvisí s genetickou vybaveností jedinců (Rasmussen 1981). Jako taková je párová vazba kritickým prvkem při současném zkoumání vývoje sociální organizace primátů. Přes jeho časté používání jako popisný termín a jeho roli v teoretických rekonstrukcích vývoje sociální organizace, existuje několik konkrétních definic nebo popisů toho, co je „párová vazba“. V primatologické (a zoologické) literatuře panuje obecná shoda, že vazby mezi dospělými lze nejlépe popsat jako předvídatelné vztahy, které lze hodnotit pomocí míry affiliativní interakce, skóre blízkosti a mírou vzdálenosti mezi dvěma jedinci (Hinde 1983, Krebs a Davies 1997). Při zkoumání skupin, kde jsou dva dospělí jedinci, je potřeba se zaměřit na měření sociálních párových vazeb, které jsou charakterizovány souborem partnerského chování a energetických investičních vzorců chování (Fuentes 1999). Na africkém kontinentu se monogamní seskupení u primátů nevyskytuje, v celé Asii pouze dva typy (*Hylobates spp.* a *Presbytis*). To může být způsobeno rozdíly v ekologických formách, dostupností niky nebo odlišnými vývojovými trajektoriemi afrických kontinentálních primátů (Fuentes 1999). U skupinových primátů se dvěma dospělými také existuje trend malé velikosti. Většina z nich nepřesahuje v hmotnosti 2000 g, jsou pod velkým tlakem predace (Kinzey 1997; Wright 1986).

Geografické a fylogenetické distribuce skupin se dvěma dospělými naznačují, že tento vzorec seskupení vznikl nejméně u čtyř až šesti samostatných evolučních oblastí. Silné zjevné sociální párové vazby se u primátů mohou vyskytovat poměrně vzácně. V současné době však nejsou k dispozici dostatečné údaje o většině druhů, abychom mohly tuto myšlenku potvrdit. Skupiny s dvěma dospělými opačného pohlaví se zdají být spojované s monogamií. Údaje o genetickém otcovství a pokračující dlouhodobé zkoumání způsobů páření mnoha druhů však poskytuje nové informace, které jsou v rozporu s tímto míněním. Je možné, že u těchto druhů vzniká uvedená struktura, buď výběrem pro konkrétní systém páření, nebo tlaky na velikosti skupiny či počet samic. Vztah mezi monogamií a strukturou skupin se dvěma dospělými si zaslouží mnohem více pozornosti. Bylo navrženo několik hypotéz, které vysvětlují výskyt struktury tradičních rodin, nebo párových vazeb mezi primáty. Každá z těchto teorií vychází z větší zoologické a evoluční literatury (Tabulka 2). Pokouší se o evoluční vysvětlení toho, proč vzhledem k anizogamii a rozdílné celkové investici rodičů do potomků druh dospěl k sociálnímu systému o skupinách s dvěma dospělými. Anisogamie označuje různé velikosti (a relativní energetické náklady) gamet (spermie a vaječ). Samice jsou „parazitovány“ samci v tom smyslu, že samice produkují větší a náročnější gamety a investují více celkové energie do březosti a laktace mláďat. Proto se má za to, že monogamní systém páření (předpokládá se, že se vyskytuje u druhů, co vytváří skupiny o dvou dospělých) snižuje optimální potenciál reprodukčního úspěchu samců kvůli omezení produktivity samic. Tato obecná vysvětlení předpokládají, že monogamie je odvozena ze vzorce (alespoň u samců) a že párově vázané

druhy primátů vykazují všechny nebo alespoň několik „monogamních prvků“ chování (Fuentes 1999; Hrdy 1981; Kleiman 1977; Wittenberger & Tilson 1980).

Tabulka 2: Hypotézy, které by mohly vysvětlovat nemonogamní struktury gibbonů (převzato a upraveno z Fuentes 2000)

Hypotézy:	Je tato hypotéza podporována údaji dostupnými pro gibony?
Hypotéza o potravní kompetici a o potravní dostupnosti (Horn 1968; Wilson 1975) Velikost skupiny je přizpůsobena distribuci a hojnosti zdrojů v čase a prostoru.	ano
Samice jako omezený, nebo příliš rozptýlený zdroj (Rutberg 1983; van Schaik & van Hooff 1983; Wrangham 1980) Distribuce zdrojů a s ní související distribuce samic omezuje schopnost samců efektivně přistupovat k více než jedné samici.	ano
Samčí obrana proti predátorům, nebo obrana zdrojů proti konkurentům stejného druhu a jiných (Wittenberger & Tilson 1980; van Schaik & Dunbar 1990) Samice vyžadují od samce, aby bránil dostupné zdroje a byl ostražitý vůči predátorům.	ano
Predační tlak (Crook & Gartlan 1966; Dunbar 1988) Predace ovlivňuje velikost skupiny.	ne
Samčí investiční strategie:	
Hypotéza asistence při odchodu potomků (Kleiman 1977) K úspěšné výchově potomků jsou zapotřebí minimálně dva dospělí.	ne
Prevence infanticidy (van Schaik & Kapper 1997) Samice musí vytvořit pouto se samcem tak, aby zabránila vraždění novorozenců.	ne
Střežení partnerů (Palombit 1999) Vazba heterosexuálního páru je iniciována samcem a je odvozena ze scénáře, v kterém vazbou páru se samicí jakýkoliv dospělý samec potenciálně maximalizuje svůj reprodukční úspěch (nebo alespoň minimalizuje odchylku v jeho reprodukčním úspěchu).	ano

7 Role gibbonů v monogamii a teorii páru

Giboni hráli významnou roli při konstrukcích teorií a hypotéz o výskytu vázaných páru a monogamních sociálních organizací (Mitani 1984; Palombit 1999; van Schaik & Dunbar 1990; Tilson 1980; Wittenberger & Tilson 1980). Od některých počátečních teorií až po nejnovější vlivné studie byli giboni donedávna vnímáni jako vzor pro „tradiční rodinu“ a jako standartní nositelé monogamních primátů. Kromě poddruhu Hulmana mantavejského (*Presbytis potenziani*) jsou giboni jedinými starosvětskými primáty, kteří se v celém jejich rozsahu vyskytují převážně ve skupinách s dvěma dospělými (Fuentes 1999). Díky zkoumání tradičního zastoupení gibbonů a jeho porovnání s pokroky dlouhodobého výzkumu v posledním desetiletí, můžeme přehodnotit dlouhodobé předpoklady o gibonech jako monogamního druhu. Přitom se můžeme pokusit vytvořit komplexnější obrázek sociální struktury gibbonů, upravit tak hypotézy související s vývojem jejich společnosti.

Někteří autoři uvádějí, že jakmile mladý gibbon dosáhne pohlavní dospělosti, zvýší se jeho hladina agonismu a dokonce i přímou fyzickou agresi u dospělých jedinců stejného pohlaví (Chivers 1974; Leighton 1987). Mezi 70 a 95 % domovských oblastí gibbonů je bráněno na základě stejného druhu, přičemž většina meziskupinových konfliktů je řešena s malým nebo žádným fyzickým kontaktem (Bartlett 1999; Brockelman & Srikosamatra 1984; Chivers 1984; Leighton, 1987). Většina konfliktů má vokální podobu (Brockelman & Srikosamatra, 1984; Leighton 1987; Mitani 1984). O oblastech s populací gibbonů se často říká, že jsou nasycené s hustotou od 5 do více než 30 gibbonů na kilometr čtvereční. Krátkými vokalizacemi rozumíme hovory a delšími písně.

7.1 Strategie shánění potravy

Vysvětlení společenské organizace gibbonů (a jejich monogamního vzorce páření) se točí primárně kolem potravní ekologie a aspektů chování gibona. Vychází z teoretické ekologie chování ptáků a savců, zejména z hlediska skupinových a párově vázaných druhů. Hypotéza o kompetici potravy (Horn 1968, Wilson 1975) naznačuje, že velikost skupiny je přizpůsobena distribuci a hojnosti zdrojů v čase a prostoru. Druhy spoléhající se na malé, rovnoměrně rozložené zdroje budou lépe schopny tyto zdroje využít pokud jsou v malých skupinkách, aby se minimalizovaly cestovní náklady a zabránilo se vysoké potravní konkurenci uvnitř skupiny. Naopak, ti, kteří se specializují na velké, nerovnoměrně rozložené zdroje by měli prospěch z větších skupin, a to z důvodu uvolnění konkurence v rámci skupiny prostřednictvím velkého množství potravních zdrojů. Očekává se, že skupiny budou co největší vzhledem k normální velikosti krmných zdrojů, aby bylo možné je ubránit. Zatímco bylo pozorováno, že giboni se živí širokou škálou potravin, včetně vysokého procenta bezobratlých a listů a nižšího procenta ptačích vajec, květů, výhonků a stonků, jsou primárně charakterizováni jako frugivoři s důrazem na fíky (Rod Ficus) (Leighton 1987). Tvrdí se, že spoléhají především na malé oblasti zdrojů, které formovalo jejich sociální strukturu (Brockelman & Srikosamatra 1984; Leighton 1987). Tato citovaná představa stravovacích návyků gibbonů však přináší další otázky. Zatímco fíky tvoří významnou část stravy mnoha gibbonů, Bartlett (1999) naznačuje, že většina fíků se

nevyskytuje v malých, rovnoměrně rozložených seskupeních. Většina fíků roste spíše na velkých stromech, které se vyskytují v jihovýchodní Asii (u jednoho druhu se v Khao Yai v Thajsku vyskytuje až 40 stromů na hektar) a jsou k dispozici ve velkém množství po celý rok (Bartlett, 1999; Leighton & Leighton 1983). To naznačuje, že stravování se fíky může být potravní strategií zaměřenou na bohatý zdroj potravy distribuovaný ve velkých seskupeních. Mladé listy a bezobratlí také tvoří významnou část stravy mnoha gibbonů. I když mohou být oba tyto zdroje potravy distribuovány v malých shlucích (malé návaly listů a konzumace jediného druhu hmyzu), strategie nezbytné pro účinné využívání těchto potravních zdrojů se mohou zcela lišit od klasického modelu shánění malých plodů. Například krmení listy má vyšší náklady na zpracování a následnou nižší energickou návratnost než krmení fíky nebo jinými plody jihovýchodní Asie (Waterman et al. 1988). Stravování listů také vyžaduje odlišný soubor vzorců krmení a parametrů na trávení (Waterman & Choo 1981), což znamená jinou potravní strategii než u fíků, nebo jiných plodů, které se snáze zpracovávají a tráví, ale mohou zahrnovat vyšší mezidruhovou konkurenci. Pokud se gibboni živí fíky, listy a dalšími potravinami, zdá se, že biologická potřeba páření, která je ovlivňuje, se neshodují s parametry malého, rovnoměrně rozloženého modelu uvedeného výše. Brockleman a Srikosamatara (1984), Gittins a Raemaekers (1980), Wrangham (1979) a Wittenberger a Tilson (1980) se zaměřují na uváděnou strategii shánění potravy gibbonů, která vysvětluje jejich sociální organizaci. Argumentují hypotézou, samic, jako omezeného nebo široce rozptýleného zdroje (Rutberg 1983; van Schaik & van Hooff 1983; Wrangham 1979, 1980).

Tato hypotéza má tři principy:

1. Daný samec není schopen ubránit oblast, která je větší než území, na kterém se vyskytuje dospělá samice.
2. Samci nemohou získat více kopulací toulavou samčí nebo promiskuitivní strategií, než když se rozhodnou pouze pro jednu samici, i když by se rozhodli pro jinou strategii, kde by mohli kopulovat častěji, jejich skutečný reprodukční úspěch by byl nižší než v těchto „tradičních rodinách“).
3. Samec je natolik aktivní vzhledem k samici, že odolává pokusům dalšího samce, a tím se podařilo omezit skupinu pouze na jednoho jedince mužského pohlaví. Na základě této strategie zůstávají samice pouze s jedním samcem a nepáří se s jinými.

Brockleman a Srikosamatara (1984), Leighton (1987) a Tilson (1980) se také zabývají samčí obranou proti predátorům nebo obranou potravních zdrojů. Tato hypotéza strategie shánění potravy předpokládá, že samčí a samičí stravovací požadavky se významně liší a že reprodukčně aktivní samice je pod dietním stresem, takže ostražitost a související chování z její strany by snížilo reprodukční úspěch kvůli zaneprázdnění sháněním krmení. Predace podle tohoto modelu je hlavní hrozbou pro gibony. Obrana samců je pro úspěšnou reprodukci životně důležitá. Alternativně se může stát, že konkurenti v potravě snižují reprodukční úspěch samice, pokud samec (nebo oba dospělí zástupci skupiny) aktivně nekontrolují exkluzivní přístup ke zdrojům. Předpokládá se, kdyby místo jedné samice ve skupině byly dvě, snížila by se schopnost skupiny ubránit své území před konkurencí, nebo by zvětšení skupiny způsobilo, že samice budou náchylnější k predaci.

Tito autoři navrhuje, aby giboni malého věku preferovali tvoření menších skupin s malým územím (viz Leighton 1987). Rovnoměrné rozložení a kvalita potravních zdrojů by samicím umožnilo přežít v relativně malých domovských okresech a efektivně je uhlídat za pomoci samce. Brockleman & Srikosamatara (1984), Leighton (1987) a Tilson (1980) rovněž zdůrazňují roli agresivity mezi dvěma samicemi a intrasexuální agresivitu při udržování skupin s dvěma dospělými. Pokud existuje vysoká agresivita mezi samicemi kvůli konkurenci zdrojů a také fakt, že jedinci vyhánějí dospívající potomky stejného pohlaví, je jasné jak by tento mechanismus mohl fungovat pro zachování struktury skupin se dvěma dospělými samicemi a jejich potomky.

7.2 Predační tlak

Tato hypotéza navrhuje, aby se primáti seskupovali pro lepší detekci predátorů a bránění území. Tilson (1980) však navrhuje alternativní formu této hypotézy, kde tlak predace zvýhodňuje velmi malé skupinky, které se spoléhají na vyhýbaní se predátorům prostřednictvím malé velikosti skupiny a nenápadnosti. Sommer a Reichard (2000) naznačují, že predáční tlak je významným faktorem pro gibony. Uvádějí, že u nich byly zaznamenány dvě predáční události (Schneider 1906; Sommer & Reichard 2000; Rabinowitz 1989) a že giboni reagují jinak na potenciální predátory než na nebezpečné jedince.

7.3 Samčí investiční strategie

Hypotéza odchovu potomstva se týká skupinového složení a obvykle se uplatňuje u druhů, které vykazují vysoký stupeň otcovské péče. Tato hypotéza předpokládá, že u některých druhů je k úspěšnému odchovu zapotřebí nejméně dvou dospělých. Tento model byl často navržen jako vysvětlení tak častého výskytu skupin s jedním samcem a jednou samicí a skupin s jednou samicí a více samci u kosmanů (Fuentes 1999; Kleiman 1977; Rylands 1993). Hypotéza prevence infanticidy vysvětluje sociální strukturu u gibbonů (Reichard 2000; van Schaik & Dubar 1990; van Schaik & Kappeler 1997). Tato hypotéza vychází z předpokladu, že infanticida se vyskytuje u mnoha taxonů. Podle této domněnky nemusí být infanticidní vliv na sociální strukturu běžný, protože i při nízkých úrovních bude riziko pro samičí i samičí potomky dostačující k výběru vhodných protiopatření. Předpokládá se, že dospělé samice nejsou schopné bránit svá mláďata před cizími samci, a proto potřebují uzavírat trvalá partnerství s dospělým samcem, aby chránily své potomky. Trvalé párování by tedy mělo zahrnovat relativně vysoký stupeň jistoty otcovství ze strany samce. Důležitým navržením korelací tohoto scénáře je, že prvky chování pozorované u trvale vázaných primátů dnes mohou být výsledkem infanticidního tlaku v minulosti (Sommer & Reichard 2000; van Schaik & Dunbar 1990). Van Schaik & Dunbar (1990) tvrdí, že samci gibbonů jsou schopni potenciálně ubránit území, která jsou teritoria několika samic, a tedy by k nim měl přístup. Distribuce samic samce nijak neomezuje. Argumentují také proti samčí obraně proti predátorům nebo obraně proti potravním konkurentům s odvoláním se na důkazy o překrývání oblastí a neexistujících rozdílech ve velikosti teritoria osamělé samice, již samec uhynul a teritoria trvalého páru. Van Schaik &

Dunbar (1990) tvrdí, že určitá chování gibbonů jako samců, odrážejí antiifanticidní adaptace. Protože jsou například samci, kteří jsou hlavními aktéry meziskupinových konfliktů, samice, které nevolají, když jsou osamělé s mláďaty, a samci i samice jsou obezřetní vůči cizím dospělým na jejich území.

7.4 Strážící samec

Palombit (1999) se domnívá, že sociální struktura gibbonů by mohla být nejlépe vysvětlena takzvanou hypotézou „strážce“. To by znamenalo, že párová vazba je vyvolána samcem, protože díky ní maximalizuje svůj potenciální reprodukční úspěch (nebo alespoň minimalizuje rozptyl v jeho reprodukčním úspěchu). Pokud jsou samice široce distributovány a potravní zdroje jsou nerovnoměrné, může samec nejlépe maximalizovat své reprodukční šance tím, že vytvoří párové pouto s jinou samicí a maximálně se s ní páří. K této maximalizaci může dojít jen tak, že se zabráni mimopárovému páření a omezí se schopnosti samic získat informace o nějakém dalším samci. Pokud samice hledají mimopárové páření, může samcům také přispět to, že jsou „site-specific“ (volně přeloženo: specifictví pro danou lokalitu) jedné samice, a proto všechny ostatní samic, které hledají mimopárové kopulace v této lokalitě, k němu snadno nacházejí cestu. Podle tohoto scénáře nemusí samci přispívat žádnou otcovskou péčí o mláďata, v takovém případě jsou samice ve vztahu, jenž Gowaty (1996) nazývá „pair bondage“ (volně přeloženo: párové poddanství), kde je méně nákladné pro samičku tolerovat přítomnost samce než se ho pokoušet vytlačit z jejího území. Palobit (1999) navrhuje, že vzhledem k tomu, že samice jsou omezovány zdroji, by měli samci mít prospěch z toho, že se páří pouze s jednou ženou a budou ji střežit, zatímco zůstanou „site-specific“ a snadno se lokalizují vokalizací pro příležitostné páření se sousedními samicemi. Všechna současná vysvětlení sociální struktury gibbonů vyplývá z předpokladu, že giboni tvoří rodinné skupinky, párovou vazbu, jsou monogamní a podobně. Co když ale jsou tyto tradiční názory mylné?

7.5 Nové hypotézy vysvětlující žití v monogamním sociálním systému u gibbonů

V posledních několika letech primatologové nashromáždili velké množství informací o chování a ekologii gibbonů. Sedm druhů bylo předmětem terénních studií trvajících déle než rok (Tabulka 3) a dlouhodobé studie gibona lara a Simanga v Thajsku a Indonésii přinesly podrobné zaměření na několik skupin ve stejné populaci.

7.5.1 Strategie shánění potravy

Koncept samice jako omezeného nebo široce rozptýleného zdroje závisí na distribuci samic a stravovacích návycích.

Van Schaik & Dunbar (1990) testovali distribuci samic jako omezující faktor. Prokázali, že množství samic nijak neomezují samce v tom, aby byly potenciálně schopní pokrýt teritorium více než jedné dospělé samice. Giboni vykazují pozoruhodnou rozmanitost stravovacích

návyků. Ovoce a květiny tvoří 28 % (gibon černý) až 72 % (gibon malý) potravy, listy od 3 % (gibon malý) do 72 % (gibon černý) a hmyz od 1 % (gibon tmavoruký) po 28 % (Symang) (Chivers 1984; Palombit 1997; Sheeran 1993). Existují také značné důkazy o variacích mezi druhy podle místa výskytu. Vzhledem k časovému rámci většiny studií gibbonů (12 měsíců) může existovat široká sada sezonních variant, které také ovlivňují tyto stravovací vzorce. Přestože giboni jsou považováni za ovocné specialisty (Gittins & Raemaekers 1980; Leighton 1987), listy a hmyz mohou tvořit významnou část jejich stravy. Palombit (1997) uvádí stravovací vzorce zahrnující 4-25 % hmyzu a 4-36 % listů pro gibona lar v Ketambe v Indonésii a Kuala Lompat v Malajsií a 6-28 % hmyzu a 17-48 % lisů pro Simanga na stejných místech. Sheeran (1993) uvádí mezi 43 % a 72 % konzumace listů u gibona černého a Whitten (1982) uvádí, že 24 % potravy gibona malého je tvořeno bezobratlými. Uvádí se, že většina populací gibbonů se hojně živí fíky (Bartlett 1999; Palombit 1997; Raemaekers 1977). Fíky, které giboni jedí, se obvykle nacházejí na velkých shlucích a považují se za spolehlivý celoroční zdroj primátů v jihovýchodní Asii (Bartlett 1999; Leighton & Leighton 1983). Zdá se, že představa gibbonů, kteří se zaměřují na malé a vzácné zdroje potravy, které jsou méně atraktivní pro jiné větší a seskupené organismy, nezohledňuje rozmanitost a zaměření zde přezkoumávaných stravovacích a krmných návyků gibbonů (Bartlett 1999). Rozdíly v potravě mezi jednotlivými druhy gibbonů ukazují, že ve stravovacích návycích existuje větší možná flexibilita, než se zdálo. Dalším způsobem, jakým můžeme zkoumat samice jako omezený nebo široce rozptýlený zdroj, je přehled složení skupiny. Pokud je distribuce samic omezujícím zdrojem, neměly by se vyskytovat (nebo vzácně) skupiny s více jak dvěma dospělými vzhledem ke konkurenci zdrojů. Neexistují zatím žádné zprávy o tom, že by netradiční rodiny tvořily druhy gibbon stříbrný a gibbon Müllerův. Gibon černý je pozorován v multiadultových skupinách jak v kontinentální Asii, tak u izolované populace na ostrově Hainan v Jihočínském moři (Haimoff et al. 1986; Zhenhe et al. 1989; Sheeran 1993). V horách Ailao a Wuliang v provincii Yunnan v Číně byly hlášeny skupiny gibbonů, které se skládaly až z 10 jedinců s jedním dospělým samcem a 4 dospělými samicemi. To zahrnuje pozorování alespoň jedné skupiny, kde měly obě samice kojence (Bleisch & Chen 1991; Haimoff et al. 1986; Lan & Sheeran 1995). Bleisch & Chen (1991) a Sheeran (1993) tvrdí, že skupiny dospělých, kde je více dospělých než dva jsou pro gibona černého vzácné a příčinou jejich vzniku může být ničení habitatu nebo jiný ekologický stres. Zhenhe et al. (1989) referovali o demografii malé populace gibona černého na ostrově Hainan. Zatímco celková populace činila 21 jedinců ve čtyřech skupinách z toho dvě skupiny obsahovaly dvě dospělé samice. Z celkových publikovaných zpráv o gibbonovi černém mělo 10 až 12 z 36 zkoumaných skupin (27 %) více jak dva dospělé (Bleisch & Chen 1991; Haimoff et al. 1986; Lan & Sheeran 1995; Sheeran 1993). Z osmi skupin, které byly dlouhodobě pozorovány byly 2-4 skupiny po více jak dvou dospělých (dvě skupiny měly gibony u nich se nedal stoprocentně určit věk) (Sheeran 1993; Zhenhe et al. 1989). Celkově získaná data naznačují, že více jak jedna čtvrtina skupin gibbonů černých žije ve skupinách s více jak dvěma dospělými. Gibon hulok je také pozorován v netradičních rodinách. Siddiqi (1986) uvádí dva dospělé samce a samici ve skupině v Bangládeši a Ahsan (1995) na stejném místě uvádí dvě dospělé samice a jednoho samce ve skupině. Mukherjee et al. (1991–1992) píše o skupině, která se

skládá pouze z pěti dospělých samců v severovýchodní indii. 4 ze 34 sledovaných skupin gibona černého tvořilo skupiny o více jak dvou dospělých (Ahsan 1995; Choudhury 1990; Mukherjee et al. 1991–1992; Siddiqi 1986; Tilson 1979).

Gibon lar je jedním ze dvou nejvíce popsanych a studovaných druhů gibbonů. Carpenter (1940) referoval o 21 bisexuálních skupinách v Thajsku, dvou skupinách se dvěma dospělými samci, jedné skupině se dvěma dospělými samicemi a dvou skupinách, kde kromě dospělého páru byli další dva „mladí dospělí“. Carpenter (1940) také uvedl další dvě skupiny, kde v jedné byli dva samci a jedna samice a v druhé byl jeden samec se třemi samicemi. Sommer a Reichard (2000) uvedli 3 ze 13 skupin v Thajsku, které obsahovaly dva samce a jednu samici. Ellefson (1974) také úvodí velké skupiny s více než dvěma dospělými jedinci. Z publikovaných zpráv o volně žijících gibonech larech se uvádí, že 10-18 % skupin zahrnuje více jak dva dospělé (Brockleman et al. 1998; Carpenter 1940; Ellefson 1974; Gittins & Raemakers 1980; Palombit 1992; Reichard & Sommer 1997). Fuentes (2000) pozoroval devět gibbonů malých (*Hylobates kolosii*) v soudržném držení po dobu přibližně 4 měsíců (z toho pět jedinců bylo dospělých). Tenaza (1975) uvedl jednu skupinu gibbonů malých s dvěma samci a jednou samicí v indonéském Siberutu. Tilson (1980) také v Siberutu pozoroval tři skupiny s pouze jedním dospělým (samicí). Brockelman & Srikosamatra (1984) pozorovali skupinu gibbonů kápových (*Hylobates pileatus*), která obsahovala dvě dospělé samice a každá měla mládě, v Thajsku a Chivers (1974) uvádí jednu skupinu simangů se dvěma dospělými samicemi. U šesti druhů, u kterých se pozorovalo, zda tvoří netradiční rodiny tomu tak bylo z 28 % (26 ze 144). Navzdory těmto výsledkům bylo ale provedeno málo průzkumů, a to omezuje naši schopnost posoudit procentuální zastoupení těchto skupin v celém rodě. Tento stručný přehled však naznačuje, že by se mohlo jednat alespoň o 10 % (nebo více). Kromě seskupení stejných druhů uvedli Brockleman & Srikosamatra (1984) v Thajsku volně žijící smíšenou skupinu (gibon lar a gibon kápový). Je zajímavé, že tyto skupiny se často vyskytují i s více jak dvěma dospělými. Alespoň dvě skupiny obsahovaly samce jednoho, nebo druhého druhu a jednu samici od každého druhu. Byla vyprodukována plně plodná hybridní mláďata, stejně jako hybridi druhé generace. Brockleman & Srikosmatara (1984) tvrdili, že tyto dvě smíšené skupiny jsou částečně tvořeny díky tomu, že samice jiných druhů se navzájem nerozpoznávají a nepovažují se za konkurentky. Ale vzhledem k tomu, že samec vokalizuje, komunikuje a kopuluje s oběma samicemi, ukazuje se, že to není pravděpodobné, zřejmě si ve skutečnosti konkurují. Alternativně jsou tyto mezidruhové asociace lépe vidět u netradičních rodin (skupiny s více než s dvěma dospělými jedinci) gibona lara. Fakt, že šest druhů je pozorováno ve skupinách s více než dvěma dospělými a že 63 % těchto skupin zahrnuje dvě samice, naznačuje, že nárůst jedné z jedné na dvě samice nemusí působit stres ohledně získávání energie. Už fakt, že v nejméně třech takových skupinách měly dospělé samice mláďata, toto tvrzení jen podporuje. Je však nutné zjistit více informací o reprodukci divokých údajů abychom mohli toto posoudit. I když možná rozložení zdrojů neurčuje, zda ve skupině bude jedna samice či dvě, stále však může ovlivňovat celkovou velikost skupiny (protože průměrná velikost skupiny je u všech druhů konstantní Tabulka 3). Uvedené údaje naznačují, že v rámci určité velikosti skupiny nemusí počet

dospělých být limitujícím faktorem. Proto se zdá nepravděpodobné, že by samice byly omezujícím nebo nadměrně rozptýleným zdrojem u všech gibbonů.

Avšak výskyt skupin, kde je více samic, vylučuje teorii o agresivitě mezi samicemi. Vzhledem k relativní četnosti extrapairových kopulací a variabilní době trvání členství ve skupině není zdaleka jasné jaký je genetický vztah mezi dospělými samicemi a mezi dospělými a mladými ve skupině. Další posouzení samic jakožto omezeného nebo nadměrně rozptýleného zdroje u gibbonů je prostřednictvím kompativního přístupu. Pokud jsou samice gibbonů specializovány na určité zdroje, dalo by se očekávat určité indikace chování. Vzhledem k tomu, že samice i samci gibbonů jsou podobně velcí, dalo by se očekávat, že samice bude mít zaručený nebo první přednostní přístup k potravě, jak to můžeme pozorovat například u lemurů (Pollock 1979; Powzyk 1997; Sauther et al. 1999). Zajímavé je, že Indri (*Indri Indri*) tvoří tradiční rodiny, také spolu zpívají a mají mnoho společného s gibony, přesto se však u nich nebylo popsáno, že by se vyskytovali ve skupinách o více jak dvou dospělých, nebo mimopárové páření. Samice Indri jsou dominantnější nad samci a také vykazují jiné vzorce krmení (Pollock 1977; Powzyk 1997). Nedostatečná samicí dominance u gibbonů a časté zprávy o skupinách čítajících více než pět jedinců naznačuje, že tradiční rodiny u tohoto druhu nemusí být objasněny tím, že budeme samice považovat za omezený zdroj. Giboni jsou také flexibilní a variabilní v potravě, není k dispozici dostatek informací o tom, jak rozdílně se stravuje samec a samice, abychom potvrdili teorii, že samice ovlivňují velikost skupiny, ale na základě dosavadních pozorování můžeme říci, že spíše tuto teorii nepotvrzují. Pro gibony je důležitá ochrana jejich území a home rage, což by nám mohlo pomoci pochopit jejich sociální systém. Proto je samčí role důležitá v pochopení formací gibbonů, protože je to právě samec, který brání území proti predátorům či konkurentům. Všichni giboni mají meziskupinové konflikty. Jedná se o primárně hlasové projevy, ale také o fyzickou agresi (Brockelman et al. 1998; Brockelman & Srikosamatara 1984; Chivers 1974, 1984; Kappeler 1984; Leighton 1987; Palombit 1992; Sheeran 1993; Whitten 1980, Bartleett 2003). Konfliktů se účastní dospělý samci, ale také subadulti a v některých případech dokonce i samice (Bartleett 2003). Některé skupiny však vyjadují jakousi meziskupinovou dominanci, jak popsal Carpenter (1940). Reichard a Sommer (1997) a Brockelman et al. (1998) uvádějí širokou škálu přátelského chování mezi některými skupinami gibbonů lar v Khao Yai. Toto chování, jako hraní si, nebo společné stravování představovalo přibližně 35 % pozorovaných meziskupinových setkání (Reichard & Sommer 1997). Palombit (1992) uvádí vzájemnou toleranci a krmení se mezi skupinami Gibonů lar a Kerambe na Sumatře. Také pozoroval mezidruhovou toleranci a společné krmení mezi skupinami Simangů v Katambe. Fuentes (2000) toto pozoroval také u gibona malého. Bartleett (2003) popsal neutrální chování mezi dvěma skupinami gibbonů, kteří se stravovali na stejném stromě (Tabulka 4), také popsal četnost pozitivních až přátelských interakcí mezi skupinami gibona lar (Tabulka 5). Tenaza (1975) pozoroval dospělou samici gibona malého, která se pohybovala mezi osamělým samcem a svou vlastní skupinou v průběhu několika měsíců a nedošlo k žádné agresivitě mezi tímto samcem a skupinkou. Všechna tato pozorování ukazují, že ne všechny skupiny se musí projevit ve vztahu konkurence. Je také důležité, aby se dospělí i nedospělí členové skupiny účastnili nejběžnější formy bránění území, tedy zpěvu. Zpívání

duetů je považováno za důležitou součást navázání párové vazby, dále je vokalizace důležitá při bránění teritoria či mezidruhové komunikaci. Zdá se však, že spousta druhů vykazuje různou variabilitu (Colinshaw 1992; Haraway & Maples 1998; Sheeran 1993). Ne všechny páry gibona stříbrného zpívají duety (Colinshaw 1992) a u gibona malého se diskutuje, jestli vůbec duetuje (Whitten 1982). Průměrný čas trvání jedné písně je 12 minut (gibon černý) až 30 minut (gibon malý). Mitani (1984) tvrdí, že gibon Müllerův používá duety jako prostředek k zajištění prostoru mezi skupinami. Geismann (1999) uvádí, že duety jsou důležité pro párovou vazbu, ale také si při svém zkoumání všiml, že při vytváření páru s osamělým samcem vznikaly takzvaná tria. Je potřeba lépe prozkoumat vokalizaci gibonů, abychom mohli říci, jestli je to samec, který je nutný pro obranu. Je možné, že aspekty obrany jsou svázány s konkrétní velikostí skupiny, složením nebo jinými charakteristikami. Vzhledem k pozorování skupin, kde pouze jeden dospělý udržuje teritorium a vzhledem ke schopnosti samic zpívat samčí píseň, musíme být obezřetní při přiřazování úspěšné obrany jedinému dospělému samci.

7.5.2 Predační tlak

Giboni se považují za zvířata, u nichž je predací tlak minimální, kromě lovu ze strany člověka (Carpenter 1940; Ellefson 1974; Leighton 1987). Sommer a Reichard (2000) však docházejí k závěru, že giboni naopak čelí značnému riziku predace. Žádná dlouhodobá studie však neuvádí predací události ani pokusy, a to navzdory mnoha přítomným dravým druhům. Velmi vysoká míra přežití mláďat (Brockleman et al. 1998), striktně arboreální savec, velká velikost těla (na stromový druh) a nedostatek konzistentního antipredátorského chování naznačuje, že není moudré, abychom roli predaci dávali velkou váhu, pokud se jedná o jejich sociální organizaci.

7.5.3 Samčí investiční strategie

Kromě simangů existuje jen málo zpráv o samčí péči o potomky mezi gibony. Zdá se, že hypotéza mužské investiční strategie nehraje nijak velkou roli v sociální struktuře gibonů. Žádná studie gibonů nemluví o tom, že by se nepříbuzný dospělý samec vůbec pokoušel zabít mláďata. Avšak bylo pozorováno zabití mláděte předpokládaným otcem u gibona hulok (Alfred & Sati 1991). Van Schaik & Dunbar (1990) naznačují, že sociální strategie gibonů se snaží zabránit infanticidě, jejich předpoklady však byly nepřesné. Existuje také široká škála interakcí mezi skupinami nebo osamělými dospělými jedinci, což argumentuje proti chování, které by se snažilo zabránit infanticidě. U druhů gibon lar a Simang je pozorována významná odchylka od očekávaného monogamního páření. Na Khao v Thajsku Brockelman et al. (1998) a Reichard & Sommer (1997) uvádějí velké množství mimopárové kopulace, jednalo se minimálně o 12 % z celkového počtu kopulací, přičemž mnoho z nich probíhalo v období říje samice. V Ketambe byly pozorovány tři skupiny gibonů lara a tři skupiny Simangů, kde byly také pozorovány mimopárové kopulace, některé by se daly považovat za „tajné“ a jiné probíhaly za přítomnosti dospělých z obou dvou skupin (Palombit 1992 a 1994; Reichard 1995; Reichard & Sommer 1997). Vzhledem k nedostatečnému pozorování více skupin a mimopárového páření může být

příbuznost jednotlivých členů skupiny proměnlivá. Carpenter (1940), Chivers (1974) a Tilson (1980) zaznamenali řadu zjevných případů incestu. Je však docela možné, že tento „incest“ mohl být skutečně mezi nepřibuznými, nebo vzdáleně příbuznými jedinci. Brockelman a kol. (1998) uvedli, že v průzkumu mezi 64 skupinami v thajském Khao Yai obsahovalo 33 % mladých, kteří od sebe byli věkově vzáleni méně jak 2 roky (což je značně pod průměrnou pauzou mezi dvěma porody u gibbonů). Leighton (1987) pozoroval pět druhů gibbonů, 53 % jedinců dispergujících na sousední území, 15 % pouště oblasti výzkumu a 32 % s neznámým koncem. Pozorovatelé také zaznamenali dispergování (rozptýlení) u dvou jedinců ve skupině a subadultů, kteří získávali pomoc od členů skupiny za účelem vytvoření teritoria, které sousedilo s územím této skupiny (Chivers 1974; Palombit 1992; Tilson 1980). Zatímco je známo, že samci simangů pečují o mláďata, pozorování gibona tmavorukého (*Hylobates agilis*), gibona černého a gibona lara také vykazují určitou péči o potomky ze strany otce (Brockelman et al. 1998; Carpenter 1940; Reichard a Sommer 1997; Zhenhe a kol. 1989). Lappan (2008) pozoroval otce simangů, pečující o svá mláďata jak v tradičních rodinách, tak i ve skupinách s více jak dvěma dospělými (graf 1). To je obzvláště zajímavé, jelikož někteří mladí jedinci nemusí být se samcem nijak příbuzní. Potenciálně vysoký stupeň genetické variability ve skupinách gibbonů, variabilní povaha skupinového pohybu a nedostatek důkazů o infanticidě naznačuje, že teorie o infanticidě není u gibbonů podporována.

7.5.4 Strážící samec

Palombit (1996, 1999) uvádí významné rozdíly v chování u samců gibona lar a simangů. U gibona lar popisuje větší konkurenci při krmení uvnitř skupiny. A u simangů popisuje otcovskou péči. Je možné, že chování mezi dospělými je u různých druhů gibbonů velmi variabilní a než budeme moci posoudit samčí střežící strategii je zapotřebí více údajů. Například existují rozdíly ve spánkových zvyklostech. giboni malí málokdy stráví noc společně na stejném stromě, zatímco gibon lar tráví přibližně 40 % nocí společně a simangové až 90 % (Palombit 1992, 1994; Whitten 1980). Trávení společného času se také u těchto druhů liší, např.: simangové spolu tráví 9 až 23 % denní aktivity, gibon lar 4-8 % a gibon malý okolo 2 %, jedná se o aktivity jako třeba grooming, nebo jen sezení v těsné blízkosti (Palombit 1992, 1994; Whitten 1980). Zprávy o otcovské péči a široká škála stravovacích návyků u gibbonů také zpochybňují tuto strategii. Tento model je také založen na předpokladu, že samice bereme jako omezený zdroj, stejně tak i potravu. Tento model nezahrnuje žádné výhody vyplývající z tolerance samice, kdy samce toleruje, protože to je méně nákladné než se ho snažit vytlačit. Problematika této hypotézy je opět ve výskytu skupin, které zahrnují více skupin než dva dospělé (a v této skupině jsou převážně dva samci). Přesné vyhodnocení této hypotézy může spočívat v zaměření se na zpěv a soudržnost v netradičních rodinách.

7.6 Aspekty fylogeneze

Šimpanz učenlivý (*Pan troglodytes*) a Šimpanz bonobo (*Pan paniscus*) se vyskytují ve skupinách s více samci, nebo ve skupinách s více samicemi, které se nazývají „komunity“ (Goodall 1986;

Kano 1992). Tyto komunity jsou rozdělené na podskupinky, které jsou proměnlivé. Málokdy je celá komunita společně na jednom místě. Podskupiny Šimpanze bonobo jsou obvykle větší než podskupiny Šimpanze učenlivého. Také konflikty v komunitě Šimpanze bonobo jsou méně agresivní, než tomu je u druhého druhu (Fruth et al. 1999). Tyto rozdíly se připisují zejména distribuci zdrojů, zejména relativnímu množství nepřetržitě dostupných potravin pro Šimpanze bonobo (Wrangham 1986; Malenky & Wrangham 1994). Parish (1994) naznačuje, že společenské chování u Šimpanze bonobo může být částečně způsobena také tendencí samic vytvářet koaliční vztahy. Gorily (*Gorilla gorilla*) jsou často popisovány ve skupinách s více samci či samicemi. Goldsmith (1996) dokumentoval takovéto skupiny goril, které se dále seskupovaly do menších skupinek během krmení a tím redukovaly stres z konkurence. Schopnost goril efektivně využívat bylinnou vegetaci umožňuje omezit stres ze zdrojů a naopak zvyšuje frekvenci výskytu větších bisexuálních skupin (Goldsmith 1996, 1999; Kuroda et al. 1996). Gorily lze tedy charakterizovat jako druh, který se seskupuje do větších soudržných bisexuálních skupin s jedním nebo více samci do rozptýlené skupiny s jedním nebo více samci, které příležitostně vytvářejí větší skupiny (Doran & McNeilage 1998). Afričtí hominidé vykazují znaky stromového primáta, ale také tráví hodně času na zemi. Největší z nich – Orangutan bornejský (*Pongo pygmaeus*) je často popisován jako solitér, ale také vykazuje sociální strukturu fission-fusion. Samci orangutanů se pohybuje ve velkých oblastech, které se překrývají s teritoriem jiných samců a samic (Knott 1999; van Schaik 1999). Přestože orangutani nevykazují tak vysokou soudržnost mezi skupinami jako šimpanzi a gorily, k agregaci dochází a někteří dospělí opakovaně interagují se stejnými jedinci obou pohlaví (Knott 1999; van Schaik 1999). Základním vysvětlením, proč se orangutani tak neshlukují, se opět odvíjí od distribuce a složení zdrojů a výhradní arboreálnost tohoto rodu (Knott 1999; van Schaik 1999). Nelze však říci, že by orangutani vytvářeli velké skupiny. Orangutani však vytváří skupiny v zajetí v Indonésii, ale obvykle je ve skupině pouze jeden samec. Je možné, že současná hominoidní sociální organizace je odvozená od předků, kde se náš společný předek v miocénu vyskytoval ve skupinách s více samci a samicemi, které mohly mít tendenci k systému fission-fusion kvůli sociálním tlakům a distribuci zdrojů. Kvůli extrémnímu sexuálnímu dimorfismu u goril a orangutanů a následné kompetici mezi samci se tyto druhy odchýlily od společného předka. To ponechává šimpanze a gibony s nevýrazným sexuální dimorfismem. Giboni tvoří soudržnější celky s menší variabilitou než šimpanzi. Dva druhy šimpanzů se ale liší ve velikosti shluků, což bylo vysvětleno distribucí a sezónností potravy výše. Šimpanzi také mohou mít širší škálu potravních zdrojů, protože na rozdíl od gibbonů nejsou striktně arboreální. Je možné, že aspekty typu, kvality a distribuce potravin v lesích jihovýchodní Asie vytvářejí jiný tlak na velikosti skupin gibbonů než v afrických lesích (Fuentes 1994; van Schaik, 1999).

7.7 Selektivní tlaky

Zdá se pravděpodobné, že některé aspekty spojené s potravinovou konkurencí nebo hypotézou shánění potravy (Horn 1968, Wilson 1975) mohou ovlivňovat velikost shluků

gibonů. Charaktery deštných pralesů v jihovýchodní Asii mohou hrát určitou roli, vzhledem k tomu, že druhy gibonů, u kterých se skupiny o více než dvou dospělých vyskytovaly více, jsou ty, které se vyskytují v deštných pralesích (gibon černý, gibon hulok a gibon lar). Podmínky, které upřednostňují malé skupinky, se mohou vykytovat u některých gibonů ale ne u všech. Abychom dále mohli zkoumat tyto tlaky, musíme kvantifikovat vztah mezi stravovací rozmanitostí a složením, rozložením a frekvencí skupin s více než dvěma dospělými. Orangutan bornejský, giboni a *Presbytis* jsou velcí stromoví primáti žijící v jihovýchodní Asii. *Presbytis* a giboni mají přibližně stejnou velikost těla (6 až 12 kg), zatímco orangutani váží až 80 kg (Fleagle 1999; Rowe 1996). Orangutan se vyskytuje primárně v sociálním systému, kde jedna skupinka má maximálně dva členy (Knott, 1999; van Schaik, 1999). *Presbytis* se pohybuje ve skupinách o velikosti 2 až 22 členů, ale průměrná velikost se pohybuje okolo 8 (včetně dvou druhů – Hulman mentavejský (*Presbytis potenziani*) a Hulman sundský (*Presbytis comata*) (Davies & Oates 1994; Fuentes 1994; Kirkpatrick 1999). Zatímco orangutani a giboni jsou primáti, kteří se spíše zaměřují na ovoce více než *Presbytis*, u nichž je zastoupení ovoce přes 50 % (Kirkpatrick 1999) a u mnoho gibonů naopak listy přesahují polovinu jejich celkového příjmu potravy. Porovnáme-li velikost skupin asijských primátů s těmi Africkými (gorily: 9-16, šimpanzi: 40), zjistíme, že asijské formy vytváří menší skupinky (Goldsmith 1999; Fruth et al. 1999; Kirkpatrick 1999; Rowe 1996). Rozdíly v kvalitě a distribuci potravinových zdrojů mezi středoafričskými a jihovýchodními asijskými lesy mohou upřednostňovat menší velikost skupin stromových primátů v deštných lesích jihovýchodní Asie. Je možné, že zde může hrát roli dominance Dvojkřídlačovitých (*Dipterocarpaceae*) rostlin a jejich chemická struktura (Fuentes 1994; Waterman & Choo 1981; Waterman et al. 1988; Whitmore 1984). Strukturální a floristické vlastnosti lesů jihovýchodní Asie také mohou mít vliv na distribuci a kvalitu potravinových zdrojů. Měnící se dostupnost listů a plodů během roku může vytvářet širokou sezonnost (Whitmore 1984), což má dopad na vzorce seskupování velkých striktně stromových savců. Pokud by tlak zdrojů upřednostňoval tvorbu menších skupinek, pak by se vyskytovaly pouze skupiny s jedním samcem a jednou samicí. Páření s nejsnadněji dostupným partnerem (tedy dalším členem skupiny) zabrání nákladům, které by byly vynaloženy při hledání partnera (dlouhá vzdálenost, fyzický konflikt, odmítnutí). Páření uvnitř skupiny může také snížit potenciální reprodukční odchylky způsobené odmítnutím od potenciálních partnerů, protože uvnitř skupiny je více sociálního kontaktu, a to napomáhá větší oblíbenosti. Tato strategie by mohla být i přínosná pro fitness samců oproti samcům, kteří se zaměřují na maximalizaci reprodukčního úspěchu tím, že se stále snaží nalézt nové partnery pro páření. Vzhledem k nízkému sexuálnímu dimorfizmu a neexistenci jasné dominantní role mezi jednotlivci ve skupinách gibonů, by se volba samic mohla stát kritickou součástí páření gibonů. Chování jako střežení dalších členů skupiny nebo otcovská péče lze považovat za znaky, díky kterým si samice samce vybírají. Palombit (1995) zaznamenal větší odchylku, než se očekávalo v reprodukčním úspěchu u sedmi samicích gibonů (gibon lar a Simang) po dobu šesti let, a říká, že to může být známkou silného selektivního tlaku na volbu partnera.

I když zde navrhované hypotézy jsou primárně fylogenetické, a proto je obtížné je otestovat, můžeme posoudit jejich ekologické aspekty. Můžeme se pokusit zjistit, zda existují měřitelné

rozdíly mezi kvalitou a distribucí potravin v lesích Afriky a lesích jihovýchodní Asie a zda tyto rozdíly korelují nebo nekorelují se seskupením a distribucí hominoidů. Můžeme se také pokusit rozvinout vztah mezi arboreárním způsobem života a velikosti skupiny u hominoidů obecně. Variace, které vidíme v seskupení a vzorcích chování gibbonů byly jednoduše způsobeny změnami prostředí v celém jejím rozsahu, protože souvisí se schopností samice uhlídat zdroje. Wrangham (1979) navrhl, že je to schopnost samic bránit oblast s dostatečnými zdroji, která vedla seskupení jednoho samce a jedné samice. Výchozí informací podporující tento argument je fakt, že předci hominoidních primátů (samice) si sháněly potravu samy (bez jiných samic). Vzhledem k tomu, že však všichni existující hominoidi žijí ve skupině (nebo v jakémsi jejich napodobení, jako je tomu například u rozptýlené společnosti orangutanů), je nepravděpodobné, že by první předci velkých lidoopů Proconsulidae (vyhynulá čeleď primátů) žili primárně jako solitéři a následně se u všech jejich potomků vyvinuly sociální skupiny. Šimpanzi a giboni se však primárně pasou v menších skupinkách. Wrangham (1979) tvrdil, že při vysoké hustotě by samice měly bránit hranice svých území před ostatními, jestliže výhody tohoto území převyšují náklady na obranu. Také navrhl, že samice gibbonů jsou jedinými hominoidními samicemi, které jsou schopné účinně pokrýt oblast, kde se krmí, a proto by měly bránit své území proti jiným samicím. Tento způsob vytváří model, podle kterého je monogamie nejpřirozenějším systémem páření. Uvedený vzorec je variantou pro hypotézu, kde jsou samice brány jako omezený, nebo příliš rozptýlený zdroj, ale protože jsou zde fakta, která ukazují, že se vyskytují skupiny, kde je i více samic, nemůžeme říci, že samice jsou nutně jedním, nebo hlavním omezujícím faktorem pro samce.

8 Závěr

Výše uvedené informace objasňují a podporují fakt, že gibony nemůžeme považovat za striktně monogamní primáty i přesto, že u některých druhů je monogamní způsob života typický.

Gibony můžeme vnímat spíše jako primáty, kteří žijí v mnohopohlavních skupinách, jenž se v průběhu času mění.

Sociální strukturu hylobatidů může ovlivňovat hned několik faktorů. Vlastnosti lesů jihovýchodní Asie by mohly ovlivňovat distribuci a kvalitu potravinových zdrojů, to může být limitujícím důvodem pro většinu skupin. Všichni giboni brání svá území, ale není zcela jasné, jestli brání samice, skupinu, potravní zdroje.

Zdaleka není pravda, že všechny skupiny můžeme považovat za konkurentní. Ze všech meziskupinových interakcí je až třetina pozitivní, až přátelská. Z toho vyplývá, že území není bráněno před všemi okolními skupinami.

Abychom mohli charakteristiku gibbonů pochopit lépe, bylo by zapotřebí hypotézy uvedené v tabulce 2 zkoumat více, především teorii o potravní kompetici. Zdá se, že teorie strážícího samce se projevuje u některých jednotlivých gibbonů. Jiné hypotézy této teorii naopak odporují – jako teorie otcovské péče, tlak predace, teorie infanticidy, nebo samice jako omezený, nebo příliš rozptýlený zdroj.

Sociální organizace gibbonů by měla být popsána jako proměnlivá z pohledu tradičního nahlížení na ně jako na monogamní zvířata. Mnohopohlavní skupiny *Hominoidea* a menší skupinky v lesích Asie se v porovnání s africkými se zdůvodňují rozdílnou bohatostí zdrojů v těchto oblastech.

Dlouhodobé práce Brockelman et al. 1998 a Palombit 1992 podporují teorii variabilní komunity. Byly zde popsány přátelské interakce mezi skupinami a vyvrácena monogamie.

Tato práce naznačuje, že behaviorální flexibilita by mohla být pro gibony, ne-li pro všechny primáty, zcela běžná.

9 Literatura

- Anděra M. 1997. Svět zvířat I Savci 1. Albatros, Praha.
- Bartlett TQ. 2003. Intragroup and Intergroup Social Interactions in White-Handed Gibbons. *International journal of primatology* **24**: 239-259
- Bleisch WV, Chen N. 1991. Ecology of wild back-crested gibbons (*Hylobates concolor*) in China with a reconsideration of evidence of polygyny. *Primates* **32**:539– 548.
- Bray OE, Kennelly JJ, Guarino JL. 1975. Fertility of eggs produced on territories of vasectomized red-winged blackbirds. *The Wilson Bulletin*. **87**:187–195.
- Brockelman WY, Reichard U, Treesucon U, Raemaekers JJ. 1998. Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). *Behav Ecol Sociobiol* **42**:329–339.
- Carpenter R. 1940. A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*). *Comp Psychol Monogr* **16**:1–212.
- Colinshaw G. 1992. Song function in gibbons. *Behaviour* **121**:132–153.
- Fietz J, Zischler H, Schwiegk C, Tomiuk J. 2000. High rates of extra-pair young in the pair-living fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **49**:8–17
- Fuentes A. 1998. Re-evaluating primate monogamy. *American Anthropologist*.; **100**:890–907
- Fuentes A. 1999. Re-evaluating primate monogamy. *Am Anthropol* **100**:890–907.
- Fuentes A. 2000. Hylobatid communities: Changing views on pair bonding and social organization in hominoids. *Yearbook of Physical Anthropology* **43**:33-60
- Fuentes A. 2000. The variable evolution of pairbonds in human and nonhuman primates. *Am J Phys Anthropol [Suppl]* **30**:153.
- Geissman T. 1983. Female capped gibbon (*Hylobates pileatus* Gray 1891) sings male song. *J Hum Evol* **12**:667–671.
- Geissman T. 1999. Duet songs of the siamang (*Hylobates syndactylus*): II. Testing the pair-bonding hypothesis during a partner exchange. *Behaviour* **136**: 1005–1039.
- Greenwood P., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav* **28**:1140-1162
- Haimoff EH, Yang JY, He SJ, Chen N. 1986. Census and survey of wild black crested gibbons (*Hylobates concolor concolor*). *Folia Primatol (Basel)* **46**:205–214.
- Haraway MM, Maples EG. 1998. Flexibility in speciestypical songs of gibbons. *Primates* **39**:1–12.
- Horn HS. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology* **49**:682–694.

<https://www.iucnredlist.org/>

- Choudhury A. 1990. Population dynamics of Hoolock (*Hylobates hoolock*) in Assam, India. *Am J Primatol* **20**:37–41.
- Jebavý L. 2015. Ontogeneze vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus* [doktorská práce]. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha
- John GF. 2013. Science Direct. Primate Adaptation and Evolution (Third Edition). Available from <https://www.sciencedirect.com/topics/immunology-and-microbiology/hylobatidae> (accessed January 2021).
- Johnson ML, Gaines MS. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annu Rev Ecol Syst* **21**:449-480
- Kleiman DG. 1977. Monogamy in mammals. *Quarterly Review Of Biology*. **52**:39–69.
- Lappan S. 2008. Male care of infants in a siamang (*Symphalangus syndactylus*) population including socially monogamous and polyandrous groups. *Behav Ecol Sociobiol* **62**:1307–1317.
- Liebal K, Pika S, Tomasello M. 2004. Social communication in siamangs (*Symphalangus syndactylus*): use of gestures and facial expressions. *Primates*.; **45**: 41–57. doi: 10.1007/s10329-003-0063-7 PMID: 14655035
- Malenky RK, Wrangham RW. 1994. A quantitative comparison of terrestrial herbaceous food consumption by *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaïre, and *Pan troglodytes* in the Kibale Forest, Uganda. *Am J Primatol*. **32**:1–12.
- Mendoza SP, Mason WA. 1986. Attachment relationships in New World primates. *Annals of the New York Academy of Sciences*. **807**:203–209.
- Mitani JC. 1984. The behavioral regulation of monogamy in gibbons. *Behav Ecol Sociobiol* **15**:225–229.
- Mootnick AR. 2006. Gibbon (*Hylobatidae*) species identification recommended for rescue or breeding centers. *Primate Conservation* **21**:103-138.
- Mootnick AR. 2006. Gibbon (*Hylobatidae*) Species Identification Recommended for Rescue or Breeding Centers. *Primate Conservation* **21**:103-138.
- Mukherjee RJ, Chaudhuri S, Murmu A. 1991–1992. Hoolock gibbons (*Hylobates hoolock*) in Arunachal Pradesh, Northeast India: the Lohit District. *Primate Conservation* **12–13**:31–33.
- Munshi-South J. 2007. Extra-pair paternity and the evolution of testis size in a behaviorally monogamous tropical mammal, the large treeshrew (*Tupaia tana*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **62**:201–212.
- Palombit R. 1994. Dynamic pair bonds in hylobatids: implications regarding monogamous social systems. *Behaviour* **128**:65-101

- Palombit RA. 1995. Longitudinal patterns of reproduction in wild female siamangs (*Hylobates syndactylus*) and white-handed gibbons (*H. lar*). *Int J Primatol* **16**:739–760.
- Palombit RA. 1996. Pair bonds in monogamous apes: a comparison of the siamang (*Hylobates syndactylus*) and the white-handed gibbon (*Hylobates lar*). *Behaviour* **133**:321–356.
- Palombit RA. 1997. Inter- and intraspecific variations in the diets of sympatric siamang (*Hylobates syndactylus*) and lar gibbons (*Hylobates lar*). *Folia Primatol (Basel)* **68**:321–337.
- Palombit RA. 1999. Infanticide and the evolution of pair bonds in nonhuman primates. *Evol Anthropol* **7**:117–129.
- Parish AR. 1994. Sex and food control in the “uncommon chimpanzee”: how bonobo females overcome a phylogenetic legacy of male dominance. *Ethol Sociobiol* **15**:157–179.
- Perelman P, Johnson WE, Roos C, Seuanez HN, Horvath JE, Moreira MAM et al. 2011. A molecular phylogeny of living Primates. *PLoS Genetics* **7(3)**:e1001342
- Pollock JI. 1979. Female dominance in (*Indri indri*). *Folia Primatol (Basel)* **31**:143–164.
- Rabinowitz AT. 1989. The density and behavior of large cats in a dry tropical forest mosaic in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand. *Nat Hist Bull Siam Soc* **37**:235–251
- Rasmussen DR. 1981. Pair-bond strength and stability and reproductive success. *Psychol Rev* **88**:274–290.
- Reichard U, Sommer V. 1997. Group encounters in wild gibbons (*Hylobates lar*): agonism, affiliation, and the concept of infanticide. *Behaviour* **134**:1135–1174.
- Reichard U. 1995. Extra-pair copulations in a monogamous gibbon (*Hylobates lar*). *Ethology* **100**:99–112.
- Reno PL, Meindl RS, McCollum MA, Lovejoy CO. 2003. Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **100**:9404–9409.
- Rutberg AT. 1983. The evolution of monogamy in primates. *J Theor Biol* **104**:93–112.
- Sauther ML, Sussman RW, Gould L. 1999. The socioecology of the ringtailed lemur: thirty-five years of research. *Evol Anthropol* **8**:120–132.
- Siddiqi NA. 1986. Gibbons (*Hylobates hoolock*) in the West Bhanugach Reserved Forest of Sylhet District, Bangladesh. *Tiger Paper* **8**:29–31.
- Spencer Ch. 2016. Georgia Tech. Georgia Tech. Available from http://bio1220.biology.gatech.edu/?page_id=43 (accessed January 2021).
- Šedivá J. 2019. Vliv hormonální antikoncepce na vokální strukturu samic gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) [doktorská práce]. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha

- Tecot SR, Singletary B, Eadie E. 2016. Why "monogamy" isn't good enough. *AMERICAN JOURNAL OF PRIMATOLOGY* **78**: 340-354. Tenaza RR. 1975.
- Territory and monogamy among Kloss' gibbons (*Hylobates klossii*) in Siberut Island, Indonesia. *Folia Primatol (Basel)* **24**:60–80.
- The Editors of Encyclopaedia Britannica. 1999. Britannica. The Editors of Encyclopaedia Britannica. Available from <https://www.britannica.com/animal/gibbon-primate> (accessed January 2021).
- Tilson RL. 1979. Behavior of Hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*) during different seasons in Assam, India. *J Bombay Nat Hist Soc* **79**:1–16.
- Tilson RL. 1981. Family formation strategies of Kloss's gibbons. *Foll Primatol* **32**:259-287
- van Schaik CP, Dunbar RM. 1990. The evolution of monogamy in large primates: a new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour* **115**:30–62.
- van Schaik CP, Kappeler PM. 1997. Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proc R Soc Lond [Biol]* **264**:1687–1694.
- van Schaik CP, van Hoof JARAM. 1983. The ultimate causes of primate social systems. *Behaviour* **85**:91–117.
- van Schaik CP. 1999. The socioecology of fission-fusion sociality in orangutans. *Primates* **40**:69–86.
- Waser PM, Jones WT. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *Q Rev Biol* **58**:355-390
- Waterman PG, Choo GM. 1981. The effects of digestibility reducing compounds in leaves on food selection by some Colobinae. *Malay Appl Biol* **10**:147–162.
- Waterman PG, Ross JAM, Bennet EL, Davies AG. 1988. A comparison of the floristics and leaf chemistry of the trees in two Malaysian rain forests and the influence of leaf chemistry on populations of Colobine monkeys in the old world. *Biol J Linnean Soc* **34**:1–32.
- Whitten AJ. 1982. Diet and feeding behavior of Kloss gibbons on Siberut Island, Indonesia. *Folia Primatol (Basel)* **37**:177–208.
- Whitten AJ. 1982. The ecology of singing in Kloss gibbons (*Hylobates klossii*) on Siberut Island, Indonesia. *Int J Primatol* **3**:33–51.
- Williams GC. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am Naturalist* **100**:687–690.
- Wittenberger JF, Tilson RL. 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Annu Rev Ecol Syst* **11**:197–232.
- Wrangham RW. 1979. On the evolution of ape social systems. *Social Sci Info* **18**:335–369.
- Yi Y, Kim Y, Hikmat A, Choe JC. 2020. Information transfer through food from parents to offspring in wild Javan gibbons. *Scientific Reports* **10**:714.

Zhenhe L, Yongzu Z, Haisheng J, Southwick C. 1989. Population structure of *Hylobates concolor* in Bawanglin Nature Reserve, Hainan, China. *Am J Primatol* **19**:247–254.

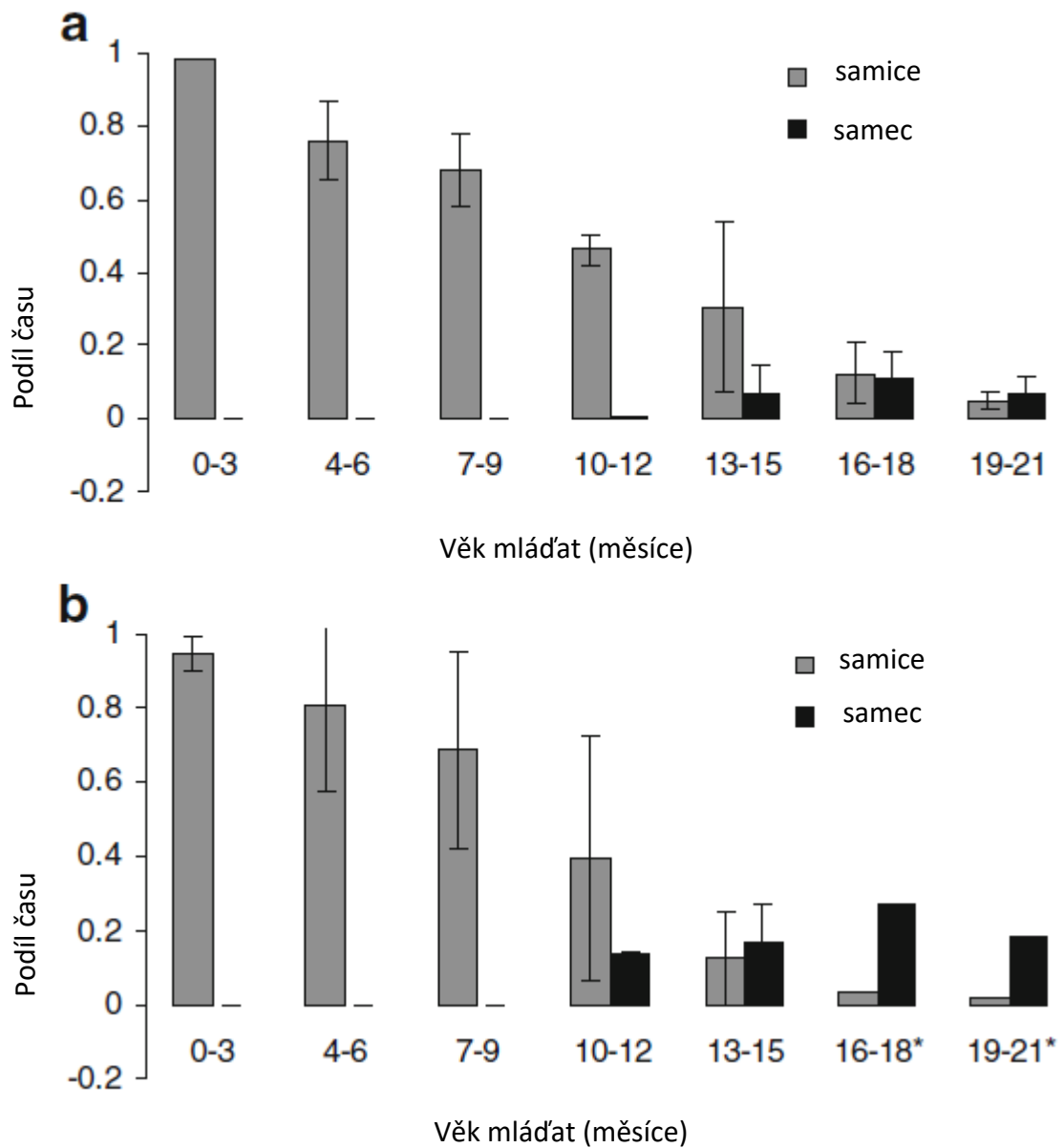
10 Samostatné přílohy

graf 1: a) Podíl času, který samci a samice ve skupinách s více samci strávili nošením kojenců.

b) Podíl času, který samci a samice v sociálně monogamních skupinách strávili nošením kojenců.

Sloupce představují průměr za každé 3 měsíce. Data pro věk 16–21 měsíců (hvězdička) byla k dispozici pouze od jedné monogamní skupiny.

Převzato a upraveno z Lappan 2008



Tabulka 3 Shrnutí studií s gibonů (převzato a upraveno Fuentes 2000)

Druh	Lokace	Délka studie	Počet skupin	Průměrný počet členů	Rozložení (člen/km ²)	Denní dosah	Domovský okrsek	Zdroje
Gibon tmavoruký (<i>Hylobates agilis</i>)	W. Malajsie	11 měsíců	7	4,4	18,9	1,217 m (650–2,200)	29 ha	Gittins 1980
Gibon tmavoruký (<i>Hylobates agilis</i>)	W. Kalimantan, Indonésie	19 měsíců	8 (28)	4,1	14,9	N	N	Mitani 1987, 1990
Gibon černý (<i>Nomascus concolor</i>)	Xiobahe, Yunana, Čína	8 měsíců	4	5,25	2,6	N	N	Sheeran 1993; Lan & Sheeran 1995
Gibon černý (<i>Nomascus concolor</i>)	Hainan, Čína	60 měsíců	4	5,25	1,8	N	200–500 ha	Zhene a et al. 1989
Gibon hulok (<i>Hoolock hoolock</i>)	Jorhat, Assam, Indie	62 dní	7 (24)	3,2	7	N	22 ha	Tilson 1979; Gittins & Tilson 1984
Gibon hulok (<i>Hoolock hoolock</i>)	Tripura, Indie	2 měsíce	9	3	5	600 m (300–1,000)	300–400 ha	Mukherjee 1986
Gibon malý (<i>Hylobates klossii</i>)	Siberut, Indonésie	3 měsíce	11	3,4	24,8	N	5–8 ha	Tenaza 1975

Druh	Lokace	Délka studie	Počet skupin	Průměrný počet členů	Rozložení (člen/km ²)	Denní dosah	Domovský okrsek	Zdroje
Gibon malý (<i>Hylobates klossii</i>)	Siberut, Indonésie	22 měsíců	2 (10)	3,7	10,4	1,514 m (885–2,150)	31–35 ha	Whitten 1980
Gibon malý (<i>Hylobates klossii</i>)	Siberut, Indonésie	22 (10) měsíců	4 (15)	4,1	24,8	N	8.8–12.5 ha	Tilson 1981
Gibon lar (<i>Hylobates lar</i>)	Khao Yai, Thajsko	18 měsíců	4 (12)	4,3	34,4	1,245 m (672–1,791)	21–40 ha	Brockelman et al. 1998; Bartlett 1999; Reichard 1995
Gibon lar (<i>Hylobates lar</i>)	Kuala Lompat, Malajsie	12 měsíců	6	3,3	2	1,490 m (450–2,900)	50–58 ha	Gittins & Raemakers 1980
Gibon lar (<i>Hylobates lar</i>)	Tanjong Triang	15 měsíců	4	3,3	6,6		59 ha	Ellefson 1974
Gibon lar (<i>Hylobates lar</i>)	Ketambe, Sumatra, Indonésie	72 měsíců	3 (7)	4,1	4,7	N	N	Palombit 1992, 1994
Gibon lar (<i>Hylobates lar</i>)	Doi Dao, Thajsko	3 měsíce	21	4,3	N	N	16–32 ha	Carpenter 1940

Druh	Lokace	Délka studie	Počet skupin	Průměrný počet členů	Rozložení (člen/km ²)	Denní dosah	Domovský okrsek	Zdroje
Gibon stříbrný (<i>Hylobates moloch</i>)	Ujung-Kulon, West Java, Indonésie	11 měsíců	6 (31)	3,3		1,400 m	11.9–22 ha	Chivers 1984; Kappeler 1984
Gibon Müllerův (<i>Hylobates muelleri</i>)	Kutai, Kalimantan, Indonésie	15 měsíců	7	3,4	10,2	850 m (350–1,890)	33–43 ha	Leighton 1987
Gibon kápočný (<i>Hylobates pileatus</i>)	Khao Soi Dao, Thajsko	9 měsíců	1 (14)	6	30	833 m (450–1,350)	36 ha	Srikosamatara 1984
Simang (<i>Symphalangus syndactylus</i>)	Ulu Sempan, Malajsie	14 měsíců	1 (3)	4	6	778 m (485–1,390)	14.7 ha	Chivers 1974
Simang (<i>Symphalangus syndactylus</i>)	Kuala Lompat, Malajsie	14 měsíců	1	5	5	969 m (320–2,860)	32.4 ha	Chivers 1974
Simang (<i>Symphalangus syndactylus</i>)	Kuala Lompat, Malajsie	12 měsíců	1 (6)	3	5	738 m (200–1,700)	48 ha	Gittins & Raemaekers 1980
Simang (<i>Symphalangus syndactylus</i>)	Ketambe, Sumatra, Indonésie	72 měsíců	3 (7)	3,8	4	N	N	Palombit 1992, 1994

Tabulka 4: Setkání dvou skupin gibona lar a rozdělení podle typu v rozmezí jednoho roku (převzato a upraveno z Bartlett 2003). Některé setkání zahrnovali více skupin.

Skupina	agonistické	vokální	pozitivní	neutrální	celkové
Skupina A					
B	9	2	3	1	15
C	16	4	6	1	27
H			5		5
M	4				4
N	45	2			7
celkově	34	8	14	2	58
Skupina C					
A	7	4	1	2	14
B	8	1		1	10
K	7	4			11
neznámé	3	1			4
celkově	25	10	1	3	39

Tabulka 5: Pozitivní meziskupinová setkání mezi skupinou A a sousedními skupiny (převzato a upraveno z Bartlett 2003)

Skupina	Datum	Interakce	Doba trvání
B	21.3.1994	Nedospělí si hají na honěnou, Dospívající pečují o mladistvé skupiny B	20 min
B	28.3.1994	Nedospělí si hají na honěnou, zápasí	52 min
B	24.5.1994	Nedospělí si hají na honěnou	25 min
C	20.5.1994	Nedospělí si hají na honěnou	1 h 20 min
C	28.6.1994	Nedospělí si hají na honěnou	1 h 33 min
C	23.7.1994	Nedospělí si hají na honěnou, samec skupiny C se připojí ke hře	44 min
C	25.7.1994	Nedospělí si hají na honěnou, samec skupiny C se připojí ke hře	32 min
C	17.9.1994	Mladiství si hrají na honěnou, skupiny A a C se krmí	40 min
C	26.9.1994	Mladiství si hrají na honěnou	44 min
C	28.9.1994	Nedospělí si hrají na honěnou	16 min
H	24.4.1994	Nedospělí si hrají na honěnou, samec skupiny H pečuje o nedospělého skupiny A	1 h 59 min
H	24.5.1994	Samec skupiny H pečuje o mladistvého ze skupiny A, muž skupiny H a dospívající skupiny A si hrají na honěnou	1 h 34 min
H	25.6.1994	Mladiství si hrají na honěnou, samec skupiny H se připojí ke hře	42 min
H	27.10.1994	Samec skupiny H a mladiství skupiny A si hrají na honěnou	31 min
H	25.1.1995	Nedospělí si hají na honěnou	52 min