Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů (FAPPZ)

Sociální interakce mezi dospívajícím samcem a jeho rodiči u gibonů (čeleď Hylobatidae)

Diplomová práce

Bc. Eliška Horová

Management zdraví a welfare zvířat (WELFAM)

Vedoucí práce: doc. Dr. Agr. Gudrun Illmann
Konzultant: Ing. Martina Přikrylová

© 2025 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Sociální interakce mezi dospívajícím samcem a jeho rodiči u gibonů (čeleď Hylobatidae)" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 21.04.2025 _____

Poděkování

Touto cestou bych velmi ráda poděkovala vedoucí mé diplomové práce doc. Dr. Agr. Gudrun Illman a rovněž konzultantce Ing. Martině Přikrylové za odborné rady a pomoc, které mi při psaní této práce poskytovaly a především čas, který mi ochotně věnovaly. Stejně tak chci poděkovat Ing. Haně Vostré Vydrové, Ph. D., za pomoc při statistickém zpracování dat. V neposlední řadě patří velké poděkování mé rodině, především mé matce, která pro mě byla po dobu celého studia i při psaní této práce oporou, a mému příteli, jehož nepřetržitá podpora a pomoc mi umožnily tuto práci dokončit.

Sociální interakce mezi dospívajícím samcem a jeho rodiči u gibonů (čeleď Hylobatidae)

Souhrn

Diplomová práce se zaměřila na studium sociálních interakcí mezi subadultními samci kriticky ohroženého druhu gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) a jejich rodiči. Cílem práce bylo popsat a porovnat výskyt čtyř vybraných sociálních interakcí – proximity, groomingu, sociální hry a agrese – a zahrnout vliv složení rodinné skupiny s ohledem na fázi vývoje vokalizace mláďat. Práce popsala sociální dynamiku v kompletní rodinné skupině, kdy byly interakce porovnány zvlášť vůči otci a matce. Zároveň byly porovnány interakce subadultních samců mezi kompletní a nekompletní rodinnou skupinou (v případě této práce bez otce).

Pro dosažení stanovených cílů výzkumu byly použity metody přímého pozorování a sběru dat u dvou rodinných skupin v prostředí zoologických zahrad – Zoo Ústí nad Labem (kompletní rodinná skupina) a Zoo Ostrava (nekompletní rodinná skupina). Tento postup umožnil srovnání sociálních interakcí nedospělých samců jak v přítomnosti obou rodičů (kompletní rodinná skupina), tak i během absence otce (nekompletní rodinná skupina).

Oba subadultní samci produkovali po celou dobu pozorování female-like great call. V rámci kompletní rodinné skupiny byly zjištěny statisticky signifikantní rozdíly v chování subadultního samce vůči otci a matce. To se projevilo častějším výskytem subadultního samce v blízkosti matky, a vyšší frekvencí jejich vzájemného groomingu. Vůči otci byl subadultní samec naopak ve větší vzdálenosti, i když s ním častěji prováděl sociální hru. Tyto výsledky poukazují na přetrvávající silný vztah s matkou, zatímco vztah s otcem byl ovlivněn vzrůstající distancí, pravděpodobně v důsledku napětí a počínající kompetice. Při srovnání obou rodinných skupin byly zjištěny statisticky signifikantní rozdíly v četnostech sociálních interakcí. Subadultní samec se vyskytoval častěji v blízkosti matky v nekompletní rodinné skupině, kdy s ní zároveň udržoval vyšší frekvenci groomingu a sociální hry, v porovnání s matkou v kompletní rodinné skupině. Absence otce tedy vedla v nekompletní rodinné skupině k ovlivnění vztahu subadultního samce s matkou. Srovnání frekvence agrese nebylo možné z důvodu nízkého počtu pozorovaného výskytu v obou rodinných skupinách.

Výsledky prezentují rozdíly v chování subadultního samce vůči otci a matce a zároveň poukazují na rozdíly v chování v závislosti na složení rodinné skupiny. Tato diplomová práce zároveň představovala pilotní výzkum s cílem ověřit využitý metodický postup. Navržený postup umožnil kontinuální a systematický sběr dat, který poskytl ucelený pohled na sociální interakce uvnitř rodinných skupin.

Klíčová slova: gibon, ontogeneze, sociální interakce, vokalizace, chování

Social Interactions between a Young Male and its Parents in Gibbons (Family Hylobatidae)

Summary

The thesis focused on the study of social interactions between subadult males of the critically endangered white-faced gibbon (*Nomascus leucogenys*) and their parents. The aim of the thesis was to describe and compare the occurrence of four selected social interactions – proximity, grooming, social play and aggression – and to include the influence of family group composition with respect to the stage of development of juvenile vocalization. The paper described social dynamics in a complete family group, where interactions were compared separately towards the father and mother. At the same time, the interactions of subadult males were compared between complete and incomplete family groups (in the case of this work, without the father).

In order to achieve the set research objectives, direct observation and data collection methods were used in two family groups in the zoo environment – Zoo Ústí nad Labem (complete family group) and Zoo Ostrava (incomplete family group). This procedure allowed comparison of social interactions of immature males both in the presence of both parents (complete family group) and during the absence of the father (incomplete family group).

Both subadult males produced a female-like great call throughout the observation period. Within the complete family group, there were statistically significant differences in the behaviour of the subadult male towards the father and mother. This was manifested by a higher frequency of the subadult male in the vicinity of the mother, and a higher frequency of their mutual grooming. In contrast, the subadult male was more distant towards the father, although he was more likely to engage in social play with him. These results indicate a persistently strong relationship with the mother, whereas the relationship with the father was affected by increasing distance, probably due to tension and incipient competence. When comparing the two family groups, there were statistically significant differences in the frequency of social interactions. The subadult male was more likely to be around his mother in the incomplete family group, while maintaining a higher frequency of grooming and social play with her, compared to his mother in the complete family group. Thus, the absence of the father in the incomplete family group led to an effect on the subadult male's relationship with the mother. Comparison of the frequency of aggression was not possible due to the low number of observed occurrences in both family groups.

The results present differences in the behaviour of the subadult male towards his father and mother and also highlight differences in behaviour depending on the composition of the family group. This thesis also presented a pilot research to validate the methodological procedure used. The proposed procedure allowed for continuous and systematic data collection, which provided a comprehensive view of social interactions within family groups.

Keywords: gibbon, ontogeny, social interaction, vocalization, behaviour

Obsah

1 Úvod **8**

2 Cíle práce a vědecká hypotéza **9**

2.1 Cíle práce **9**

2.2 Vědecké hypotézy **9**

3 Literární rešerše **10**

3.1 Biologie čeledi gibonovitých (Hylobatidae) **10**

3.1.1 Výskyt a vnější charakteristika druhu gibona bělolícího 11

3.2 Vokalizace primátů **13**

3.2.1 Vokalizace čeledi gibonovitých (Hylobatidae) 13

3.2.2 Vokalizace rodu *Nomascus* 14

3.2.3 Vokalizace druhu gibona bělolícího 14

3.3 Sociální chování primátů **16**

3.3.1 Sociální systém a interakce čeledi gibonovitých (Hylobatidae) 16

3.3.2 Sociální dynamika mezi dospělci a mláďaty uvnitř rodinné skupiny 17

3.3.2.1 Otcovská péče 19

3.3.2.2 Mateřská péče 20

3.3.2.3 Proximita 20

3.3.2.4 Grooming 21

3.3.2.5 Sociální hra 21

3.3.2.6 Agrese 22

3.4 Chov gibonů v zoo **23**

4 Metodika **24**

4.1 Místo sběru a charakteristika pozorovaných skupin **24**

4.1.1 Délka a frekvence sběru dat 26

4.2 Metody sběru dat **26**

4.2.1 Záznam sociálních interakcí 27

4.2.2 Záznam vokalizace 27

4.3 Zpracování a analýza dat **28**

5 Výsledky **29**

5.1 Kompletní rodinná skupina **29**

5.1.1 Proximita 29

5.1.2 Grooming 31

5.1.3 Sociální hra 31

5.1.4 Agrese 31

5.1.5 Celkové porovnání sociálních interakcí v kompletní rodinné skupině 32

5.2 Srovnání kompletní a nekompletní rodinné skupiny 33
5.2.1 Proximita 33
5.2.2 Grooming 35
5.2.3 Sociální hra 35
5.2.4 Agrese 35
5.2.5 Celkové porovnání sociálních interakcí mezi kompletní a nekompletní rodinnou skupinou 36
5.3 Celkové porovnání výsledků 37

6 Diskuze 38
6.1 Srovnání sociálních interakcí mezi subadultním samcem a jeho rodiči v kompletní rodinné skupině 39
6.1.1 Proximita 39
6.1.2 Grooming 40
6.1.3 Sociální hra 41
6.1.4 Agrese 42
6.2 Srovnání sociálních interakcí mezi subadultními samci a jejich matkami v kompletní a nekompletní rodinné skupině 43
6.2.1 Proximita 44
6.2.2 Grooming 45
6.2.3 Sociální hra 46
6.2.4 Agrese 46

7 Zhodnocení navržené metody sběru dat a limity práce 48

Závěr 49

8 Literatura 50

9 Seznam obrázků 57

10 Seznam tabulek 58

11 Seznam grafů 59

12 Seznam příloh 60

13 Samostatné přílohy I

1 Úvod

Primáti jsou pro své komplexní sociální vztahy často předmětem studia vzorců sociálního chování. Porozumění jejich sociálním interakcím, rodinným vztahům a ontogenezi přispívá k poznání evolučních mechanismů a poskytuje informace o původu sociálních struktur (Wrangham 1987).

Giboni (Hylobatidae) představují skupinu malých stromových primátů, obývající oblast tropických a subtropických lesů jihovýchodní Asie (Cunningham & Mootnick 2009). Dlouhé paže, které jsou pro gibony typické, jim umožnily dokonalé přizpůsobení k životu v korunách stromů. U gibonů se tak v souvislosti s jejich přirozeným výskytem vyvinul specializovaný způsob pohybu – brachiace (Chivers et al. 1984; Swartz et al. 1989). Kromě pohybových adaptací jsou giboni obecně známí pro produkci komplexní stereotypní vokalizace, která je specifická pro daný druh i pohlaví (Koda et al. 2014; Hradec et al. 2021). Vokalizace gibonů má mnoho funkcí, od komunikace na větší vzdálenosti až po obranu teritoria, nicméně svůj specifický význam má zejména při tvorbě a upevňování sociálních vztahů mezi jedinci (Geissmann 2002; Dooley & Judge 2007). I přesto, že je vokální vzor gibonů poměrně dobře popsán, o ontogenezi tohoto vzorce a o způsobech, jakými se vyvíjí vokální projevy specifické pro daný druh a pohlaví, je doposud k dispozici pouze omezené množství informací (Hradec et al. 2021).

Převládajícím sociálním systémem je pro většinu druhů gibonů monogamie, kdy dospělý pár s potomky obývá a aktivně brání své území (Geissmann 1993). Tyto rodinné skupiny se nejčastěji skládají z páru dospělých jedinců a jejich mláďat (Burns & Judge 2016). U gibonů zodpovídá za péči o potomstvo především samice (Clutton-Brock 1991), oproti samcům, u nichž se rodičovská péče mezidruhově i individuálně liší (Burns 2015). Období rané ontogeneze mláďat je rozděleno do několika fází, v průběhu kterých dochází k postupným změnám sociálních vztahů a interakcí s rodiči. Ontogeneze sociálních vztahů je následně ukončena odchodem potomka (disperzí) z rodinné skupiny (Burns 2015). Ačkoliv je sociální systém gibonů poměrně dobře popsán (Geissmann 1993; Brockelman et al. 1998; Sommer & Reichard 2000; Brockelman 2009; Burns et al. 2011), informace o tom, jak se s rostoucím věkem vyvíjí sociální interakce mezi mládětem a jeho rodiči, jsou v rámci kompletní rodinné skupiny doposud omezené. Navíc zatím neexistují žádné záznamy o vlivu absence jednoho z rodičů na sociální chování nedospělých gibonů v nekompletních rodinných skupinách. Obecně se proto uvádí, že je jedním z nejméně prozkoumaných aspektů čeledi Hylobatidae, právě jejich sociální chování (Bartlett 2003). Vzhledem k omezeným poznatkům o sociálním chování gibonů a jeho variabilitě mezi jednotlivými druhy, je pro správné pochopení sociálních interakcí nezbytný další výzkum (Burns 2015). Nicméně stromový způsob života, spojený s dlouhým životem a poměrně velkou generační dobou, komplikuje přímé pozorování gibonů ve volné přírodě, a tedy i studium jejich sociálních interakcí a dynamiky rodinných vztahů (Burns & Judge 2016).

Diplomová práce je členěna na teoretickou část, která shrnuje dosavadní poznatky o probírané problematice, metodickou část popisující sběr a analýzu dat a část prezentující výsledky, nad kterými je následně vedena diskuze.

2 Cíle práce a vědecká hypotéza

2.1 Cíle práce

Diplomová práce se zaměřila na popis výskytu sociálních interakcí mezi subadultními samci gibonů bělolících (*Nomascus leucogenys*) a jejich rodiči s ohledem na fázi vývoje vokalizace mláďat. Výzkum byl navržen s cílem zaznamenat a porovnat výskyt vybraných sociálních interakcí – proximity, groomingu, sociální hry a agrese – subadultního samce zvlášť vůči otci a matce (kompletní rodinná skupina), případně mezi subadultními samci navzájem (kompletní vs. nekompletní rodinná skupina). Diplomová práce zároveň představovala pilotní výzkum s cílem ověřit využitý metodický postup.

2.2 Vědecké hypotézy

Byly stanoveny tyto hypotézy:

H1: Subadultní samec se v kompletní rodinné skupině vyskytuje ve větší blízkosti otce než matky, což se projevuje a) vyšší četností kontaktu <0,1 m, b) vyšší četností vzdálenosti od 0,1 do 2 m, c) menší četností ve vzdálenosti >2 m, d) vyšší četností groomingu a e) vyšší četností sociální hry s otcem než s matkou, ale zároveň i f) vyšší četností agresivního chování ze strany otce vůči subadultnímu samci.

H2: Subadultní samec se v nekompletní rodinné skupině vyskytuje ve větší blízkosti matky v porovnání s kompletní rodinnou skupinou, což se projevuje a) vyšší četností kontaktu <0,1 m, b) vyšší četností vzdálenosti od 0,1 do 2 m, c) menší četností ve vzdálenosti >2 m, d) vyšší četností groomingu a e) vyšší četností sociální hry s matkou ve srovnání s matkou z kompletní rodinné skupiny, ale zároveň i f) vyšší četností agresivního chování ze strany matky v nekompletní rodinné skupině vůči subadultnímu samci.

3 Literární rešerše

Kapitola literární rešerše je rozdělena do několika částí. První z nich komplexně představuje čeleď gibonovitých (Hylobatidae), jejich biologii, sociální systém a specifika druhu gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys* Ogilby, 1840), který byl předmětem výzkumu této práce. Druhá část je věnována vokalizaci, její struktuře, funkci a ontogenetickému vývoji zejména pro rod *Nomascus*. Poslední část shrnuje poznatky o sociálním chování gibonů se zaměřením na dynamiku vztahů v rodinné skupině, kdy popisuje rozdílné role matky a otce v péči o potomky a klíčové sociální interakce – proximitu, grooming, sociální hru a agresi. Právě sociální chování gibonů je jednou z jejich nejméně prozkoumaných oblastí (Bartlett 2003).

3.1 Biologie čeledi gibonovitých (Hylobatidae)

Giboni (Hylobatidae) patří mezi malé arboreální primáty vyskytující se v oblastech tropických a subtropických lesů jihovýchodní Asie, jižní Číny, Bangladéše a severovýchodní Indie (Cunningham & Mootnick 2009). Současně je zaznamenáno až 20 druhů gibonů, kteří jsou rozděleni do 4 rodů – *Hylobates, Hoolock, Nomascus a Symphalangus*.

V rámci adaptace na přirozené prostředí a potravu se u všech druhů gibonů vyvinul v kombinaci se vzpřímeným držením těla specializovaný způsob pohybu – brachiace (přesun z větve na větev za využití horních končetin) (Chivers et al. 1984). Brachiace umožňuje gibonům rychlý a efektivní přesun v korunách stromů ve výškách 20 až 25 m nad zemí (Nijman 2001). Samotný pohyb z větve na větev je umožněn charakteristicky dlouhými a štíhlými předními končetinami, které jsou pro gibony typické (Swartz et al. 1989). Pokud opustí koruny stromů, pohybují se po zemi bipedně (pohyb po dvou zadních končetinách), přičemž mohou zároveň hýbat dlouhými pažemi, které mívají často zvednuté nad hlavou (Cunningham & Mootnick 2009). Potrava gibonů zahrnuje především ovoce (61 %), ale i listy (38 %), drobné živočichy, hmyz či rostliny (1 %) (McConkey & Chivers 2007; Harding 2012). V největší míře ale preferují fruktivorii (Leighton 1987; Geissmann 1993).

U dospělých jedinců se vyskytuje sexuální dimorfismus ve zbarvení srsti, přičemž výjimku tvoří pouze druhy gibon lar (*Hylobates lar)*, gibon malý (*Hylobates klossii)* a gibon stříbrný (*Hylobates moloch*), u kterých rozdílné zbarvení srsti v dospělosti pozorovat nelze (Cunningham & Mootnick 2009; Lappan & Whittaker 2009).

Sociální systém gibonů je tradičně popisován jako monogamní (Ellefson 1974; Geissmann 1993; Brockelman et al. 1998), nicméně novější poznatky poukazují na pravděpodobnost mnohem větší flexibility ve struktuře vztahů sociálních skupin u jednotlivých druhů (Sommer & Reichard 2000; Bolechová et al. 2019). Rodinné skupiny se nejčastěji skládají z páru dospělých jedinců a jejich mláďat (Burns & Judge 2016), která se rodí do rodinné skupiny průměrně v rozmezí několika let (Geissmann 1993; Burns et al. 2011) a následně zůstávají

s rodinnou skupinou až do doby dovršení pohlavní dospělosti (Geissmann 1993; Burns et al. 2011). Za péči o potomstvo zodpovídá u gibonů především samice (Clutton-Brock 1991).

Všechny druhy gibonů jsou známí pro produkci komplexní stereotypní vokalizace (Geissmann 1993, 2002; Koda et al. 2014; Hradec et al. 2021). Giboni vokalizují individuálně nebo v tzv. duetech, které vznikají kombinací zpěvů jedinců v páru (tj. samcem a samicí), za vzniku koordinovaných duetových písní (Leighton 1987; Geissmann 1993, Hradec et al. 2023). Nespárovaní jedinci pak zřejmě produkují pouze sólo zpěvy (Hradec et al. 2021).

3.1.1 Výskyt a vnější charakteristika druhu gibona bělolícího

Gibon bělolící neboli *Nomascus leucogenys,* je druh primáta z čeledi gibonovitých (Hylobatidae) a z rodu *Nomascus*. Poprvé byl popsán Williamem Ogilbym roku 1840. Zástupci tohoto druhu jsou klasifikováni jako kriticky ohrožení viz Obrázek 1 (Geissmann 2007; Fan & Huo 2009).

Obrázek 1 - Stupeň ohrožení druhu gibona bělolícího (červeně; CR – kriticky ohrožený) (Zdroj: Rawson et. al 2020)

Giboni bělolící se v současné době vyskytují endemicky pouze na území jihovýchodní Asie. V Číně je populace pravděpodobně již vyhynulá, pozůstatky izolovaných skupin se vyskytují pouze v oblasti Laosu a Vietnamu viz Obrázek 2 (Harding 2012). Průměrná délka života je u gibonů bělolících ve volné přírodě 28 let (Boyd 2006).

Obrázek 2 - Areál výskytu druhu gibona bělolícího (Extant – existuje, extinct – vyhynulý) (Zdroj: Khamkeo et al. 2020)

Giboni bělolící nevykazují pohlavní dimorfismus ve velikosti těla. Samci i samice tohoto druhu mají proto podobnou váhu, v průměru 5,7 kg, i velikost těla, která se pohybuje v rozmezí 45-63 cm (Boyd 2006). Nicméně právě velikostí těla patří giboni bělolící mezi největší zástupce své čeledi (vyjma siamangů), kdy zároveň disponují charakteristicky protáhlými horními končetinami, které jsou delší než u ostatní druhů gibonů (Jungers 1984). Ruce gibonů bělolících mají „hákovitý tvar“, který usnadňuje brachiaci a úchop potravy. Stejně jako všechny druhy gibonů nemají ani giboni bělolící ocas (Boyd 2006).

Jedinci tohoto druhu jsou pohlavně dichromatičtí. Samci mají srst sytě černou s výrazným bílým zabarvením lícní oblasti, samice mají oproti tomu srst krémovou s bílými chlupy (Fan & Huo 2009). Všechna mláďata jsou z počátku identicky zbarvena do krémové barvy bez ohledu na pohlaví, kdy není vzhledově mezi samci a samicemi žádný rozdíl (Geissmann & Orgeldinger 1995). Všechna mláďata pak ve věku 1-1,5 roku mění barvu na černou, přičemž pouze samice prochází následně v rozmezí 5. a 9. roku života druhou změnou zbarvení srsti, jejímž výsledkem je vybarvení do krémové barvy viz Obrázek 3. Taková změna zbarvení srsti v průběhu vývoje souvisí s pohlavní dospělostí, ke které dochází v důsledku změn hladiny pohlavních hormonů samic (Margulis & Hálfdanardóttir 2021). V této době mají již samice menstruační cyklus, který trvá 28 dní (Boyd 2006). Giboni bělolící dosahují pohlavní dospělosti, ve volné přírodě i v lidské péči, ve věku 8 let (Geissmann 1991). Oproti tomu Bolechová et al. (2019) uvádí, že se může období pohlavní dospělosti lišit u jedinců chovaných v lidské péči od jedinců žijících ve volné přírodě.

Obrázek 3 - Dospělý samec (vlevo) s dospělou samicí (vpravo) (Zdroj: Emre Dikici)

3.2 Vokalizace primátů

Vokalizace představuje pro primáty nezbytný nástroj komunikace, prostřednictvím kterého si vzájemně předávají informace. Zahrnuje širokou škálu různorodých akustických projevů, od nízkofrekvenčního volání chápanů, až po složitější formu vokalizace, tzv. zpěvy, gibonů (Gregorio et al. 2021). Většina primátů žije v sociálních skupinách, ve kterých se všichni jedinci vzájemně znají a udržují složité sociální vztahy. McComb a Semple (2005) proto předpokládají, že faktor sociálních skupin podporuje vývoj pokročilých komunikačních dovedností, přičemž je každá z těchto dovedností spojena s konkrétními sociálními okolnostmi (Seyfarth & Cheney 2010).

Současné poznatky naznačují, že je struktura vokální komunikace primátů vrozená a projevuje se v souvislosti s momentálním motivačním stavem jedince (Fischer & Price 2017). Nicméně dominantním faktorem, který určuje strukturu hlasu gibonů je stejně jako u lidí spíše dynamická kontrola hlasového ústrojí nežli jeho anatomická modifikace (Koda et al. 2012).

3.2.1 Vokalizace čeledi gibonovitých (Hylobatidae)

Specifický případ vokální komunikace představuje skupina primátů s názvem „Singing Primates“ (zpívající primáti). Do této skupiny patří příslušníci čeledí Pitheciidae (chvostanovití), Tarsiidae (nártounovití), Indriidae (indriovití) a Hylobatidae (gibonovití). Tito primáti disponují složitou a koordinovanou vokalizací mezi dvěma či více jedinci, která se skládá z řady hlasových prvků označovaných jako tóny, jež v čase vytvářejí rozpoznatelný vzorec známý jako píseň (Dahlin & Benedict 2014; Gregorio et al. 2021). Dle Geissmanna (2002) je pravděpodobné, že se vokalizace gibonů vyvinula z tzv. loud calls (hlasitého volání), které jsou pro všechny lidoopy společné.

Vokalizace gibonů (Hylobatidae) je druhově i pohlavně specifická a akusticky jedinečná (Geissmann 1993, 2002; Koda et al. 2014; Hradec et al. 2021). Giboni produkují složité zpěvy, které se skládají z hlasitých melodických, pronikavých tónů tvořících rozpoznatelný vzorec (Geissmann 2002). Tyto tóny jsou vyjadřovány buďto samostatně nebo ihned za sebou, kdy pak vytváří frázi (Dooley & Judge 2007). Protože je hlasový repertoár druhově specifický, předpokládá se, že je podmíněn silným genetickým vlivem (Zuberbühler & Lemasson 2014; Hradec et al. 2023). Giboni produkují zpěvy individuálně, tzv. sólo zpěvy, nebo je spojují do koordinovaných duetů. Výjimku tvoří gibon stříbrný a gibon malý, u nichž jedinci v páru produkují pouze sólové písně (Hradec et al. 2023).

Je dobře známo, že vokální komunikace ovlivňuje párové vazby mezi jedinci. Giboni tedy vokalizují za účelem tvorby a posílení sociálních vazeb a vnitroskupinové i meziskupinové komunikace (Goustard 1984; Geissmann 2002), která zahrnuje obranu území (teritorialitu) nebo ochranu partnerů (Dooley & Judge 2007). Vliv vokalizace na sociální vztahy jedinců popsali konkrétně u gibonů bělolících Dooley a Judge (2007).

3.2.2 Vokalizace rodu *Nomascus*

Dle Geissmann (2002) a Hradec et al. (2016) vykazuje rod *Nomascus* nejvyšší stupeň pohlavní specifičnosti svých písní, protože se repertoár not samců a samic během jejich zpěvů nepřekrývá. Rod *Nomascus* také vykazuje jedinečné znaky ve struktuře vokální komunikace, která je odlišuje od ostatních druhů gibonů (Konrad & Geissmann 2006).

3.2.3 Vokalizace druhu gibona bělolícího

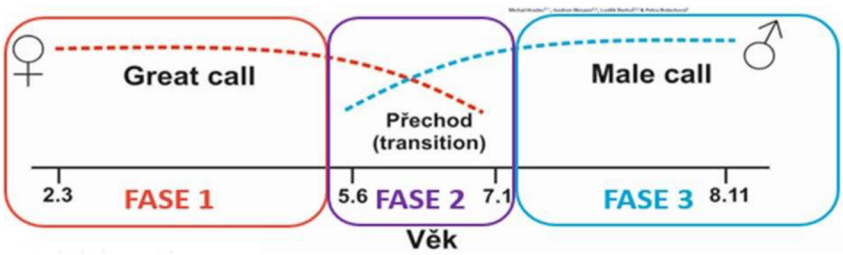
Vokalizace dospělé samice (great call) se skládá z „oo“ tónů, „bark“ tónů (štěkavých tónů) a „twitter“ zvuku (cvrlikání) (Hradec et al. 2016). Dospělé samice iniciují loud calls (hlasité volání) trvající od 5 do 17 minut za svítání, nejčastěji v rozmezí od 05:32 do 07:07 (Goustard 1984).

Vokalizace dospělého samce (male call) je složena z několika krátkých tónů a frází, které zahrnují „boom“ tóny, tzv. staccato (velmi jemné tóny produkované v krátkých, nepravidelných sériích) a tzv. multimodulační frázi (rozdělenou na 3 tóny), která tvoří převládající akustickou strukturou samčího volání (Hradec et al. 2016, 2023). Prvotně se u samců vyvíjí již zmíněná multimodulační fráze, a pouze u některých jedinců se později vyvíjí také staccato (Hradec et al. 2021). Male call samců gibonů bělolících je charakteristický výskytem minimálně dvou rychlých frekvenčních modulací v sekundárních tónech každé multimodulační fráze (Hradec et al. 2016, 2023). Někteří samci, kteří jsou již v páru se samicí, vydávají vždy bezprostředně po great call samic tzv. coda frázi, jako součást párového duetu. Tato fráze je velmi podobná multimodulační frázi samčí vokalizace, ale úplně postrádá staccato. Její struktura zároveň hraje zásadní roli při určování taxonomie samců gibonů a jejich individuality (Hradec et al. 2023).

Jedinci v páru provádí vysoce stereotypní duety, kterým dominuje samec. K těmto duetům se mohou přidat také mláďata obou pohlaví, kdy je následně tento typ vokalizace označován jako chorus (sbor) (Goustard 1984).

Zatímco je vokální vzorec samců gibonů poměrně dobře zdokumentován, o ontogenezi tohoto vzorce a o způsobech jakými se vyvíjí hlasové projevy specifické pro daný druh a pohlaví, je doposud k dispozici pouze omezené množství informací (Hradec et al. 2016, 2021). Nedávné studie ale zdokumentovaly, že nedospělí samci rodu *Nomascus* a *Hylobates* mohou vydávat části female-like great call (vokalizace podobná great call samic) (Koda et al. 2014; Hradec et al. 2016, 2021;). Vývoj vokalizace byl poprvé konkrétně popsán u subadultního samce gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Hradec et al. (2021) uvádí, že mladý samec produkuje ve společném zpěvu s matkou od 2. roku female-like greal call (FASE 1), který se ale ještě plně strukturou nepodobá vokalizaci dospělé samice (Hradec et al. 2017). Tato situace byla rovněž popsána u juvenilního samce gibona bělolícího, který také pravidelně vydával female-like great call ve společném zpěvu s matkou. Tyto duety byly vždy iniciovány ze strany matky, kdy se

následně nedospělý samec pokoušel imitovat strukturu matčiny vokalizace (Hradec et al. 2016). Od 5,6 do 7,1 let pak dochází k přechodu, během kterého mladý samec produkuje oba typy volání (FASE 2). V tomto období produkuje mládě female-like great call taktéž výhradně v duetech s matkou, zatímco samčí vokalizaci provádí pouze jako sólovou píseň po vokalizaci rodičů (Hradec et al. 2021). Burns et al. (2011) zároveň v tomto období pozorovala výskyt agresivních reakcí ze strany otce vůči subadultnímu samci. Hradec et al. (2021) proto uvažuje, že se napětí vůči mladému samci ze strany otce může zvyšovat právě v důsledku počínající produkce male call v období tranzice. Jedním z důvodů, proč tedy mladí samci i nadále produkují female-like great call, může být snaha mláděte předat tímto způsobem otci informaci o svém přetrvávajícím nedospělém (subadultnímu) statusu. Produkcí obou typů volání by mohlo mládě potencionálně oddálit nebo alespoň zmírnit možnou agresi ze strany otce v tomto období (Hradec et al. 2021). Po dovršení 7,1 roku vydává nedospělý samec vokalizaci typickou pouze pro samce (FASE 3) viz Obrázek 3 (Hradec et al. 2021).



Obrázek 4 - Vývoj vokalizace nedospělých samců druhu gibona zlatolícího (Zdroj: Hradec et al. 2021)

3.3 Sociální chování primátů

Primáti jsou známí vysokou mírou sociální organizace a komplexními sociálními vztahy v rámci skupin. Přestože mohou žít individuální jedinci po určitou dobu samostatně, během svého života se vždy v určitém časovém období stávají součástí sociální skupiny (Jolly 1966). Zatímco někteří primáti, včetně gibonů, žijí v malých rodinných skupinách, jiné druhy mohou vytvářet velké mnohočlenné skupiny se složitou hierarchií. Všechny skupiny primátů se ale vyznačují širokým spektrem vzorců sociálního chování, jako je například grooming, kooperativní shánění potravy nebo ritualizované námluvy. Tyto interakce napomáhají primátům udržet sociální vazby a snižují napětí ve skupině (Wilson 1975; Smuts et al. 1987).

Rozdíly v sociálním chování jsou mezi druhy, i mezi jednotlivci navzájem, z určité části důsledkem neuromodulační regulace, která je zřejmě geneticky podmíněna (Chang et al. 2013). Studium sociálního chování primátů proto přispívá k poznání evolučních mechanismů a poskytuje informace o původu sociálních struktur (Wrangham 1987).

3.3.1 Sociální systém a interakce čeledi gibonovitých (Hylobatidae)

Sociální systém gibonů je obecně přirovnáván k jednoduchému statickému modelu rodinných skupin. Brockelman et al. (1998) konkrétně uvádí, že se jedná o model vysoce teritoriálních a obligátně monogamních párů, kteří žijí v nukleární rodinné skupině. Tyto sociální skupiny se nejčastěji skládají ze 2-7 jedinců (Bartlett 2003). Přestože jsou giboni často popisováni jako striktně monogamní, novější studie dochází k závěru, že je sociální systém jednotlivých druhů gibonů mnohem více flexibilní a komplexní, než se dříve předpokládalo (Sommer & Reichard 2000; Bolechová et al. 2019). Burns et al. (2011) specificky uvádí, že byla pozorována polygynie u gibonů černých (*Nomascus concolor*) (Haimoff et al. 1986; Bleisch & Chen 1991; Jiang et al. 1999) a polyandrie u siamangů (*Symphalangus syndactylus)* (Lappan 2007; Barelli et al. 2008). Nicméně monogamie zůstává prozatím u gibonů převládajícím sociálním modelem.

Ve striktně monogamních skupinách, které vytváří také giboni bělolící (Boyd 2006) je vždy dospělý samec v páru s dospělou samicí za předpokladu celoživotního vztahu, který končí smrtí jednoho z jedinců (Reichard 1995; Burns & Judge 2016). Jedinci v páru aktivně brání svá teritoria. K obraně dochází vokalizací, kdy dospělci provádí duety sloužící jako akustický signál dominance nebo aktivním monitoringem svého území. V případě narušení teritoria pak giboni vykazují agresivní chování (např. pronásledování a fyzické střety) (Amarasinghe & Amarasinghe 2011).

Rodinné skupiny gibonů se nejčastěji skládají z rodičů a 1-3 mláďat (Burns & Judge 2016), kdy Bartlett (2003) dodává, že je neobvyklé, aby se v jedné sociální skupině vyskytovali více nežli 3 rezidentní subadultní jedinci. Mláďata se do rodinné skupiny rodí v rozmezí 2 až 5 let a zůstávají s rodinnou skupinou až do doby dovršení pohlavní dospělosti, které dosahují přibližně v 8 letech života (Geissmann 1993; Burns et al. 2011). Odchod z rodné skupiny se pak

může uskutečnit v následujících 2 letech, průměrně k němu dochází po dovršení 9 roku života mláďat (Brockelman et al. 1998).

Dosavadní studium sociálního systému gibonů poukazuje na nedostatek výzkumů zaměřujících se na sociální chování gibonů (Brockelman 1984). Bartlett (2003) dokonce uvádí, že je právě sociální chování jedním z nejméně prozkoumaných aspektů čeledi Hylobatidae. Z tohoto důvodu jsou giboni pravděpodobně vnímáni jako skupina s nízkou úrovní sociálních interakcí ve srovnání s ostatními druhy primátů. Ovlivňujícím faktorem je v tomto případě i teritorialita skupin, kvůli které se předpokládá, že jsou sociální interakce gibonů omezeny pouze na přímé členy rodiny (Ellefson 1974; Leighton 1987). Nicméně výzkum provedený na druhu gibon lar toto tvrzení neprokázal, protože byli interakce přítomny i mezi členy sousedních skupin (Reichard a Sommer 1997).

Nedávné studie ukázaly, že giboni průměrně tráví 10-11,3 % jejich celkového času sociálními interakcemi (Bartlett 2003). Zároveň bylo zjištěno, že se míra sociální aktivity u gibonů v průběhu roku mění (20 % v květnu, 3 % v listopadu) (Chivers 1974). Nicméně vzhledem k omezeným poznatkům o sociálním chování gibonů a jeho variabilitě mezi jednotlivými druhy, je pro správné pochopení sociálních interakcí nezbytný další výzkum (Burns 2015). Burns & Judge (2016) ale dodávají, že je právě výzkum sociálního vývoje a dynamiky rodinných vztahů u gibonů náročný, zejména z důvodu jejich dlouhé generační doby a arboreálnímu způsobu života, který komplikuje přímé pozorování.

3.3.2 Sociální dynamika mezi dospělci a mláďaty uvnitř rodinné skupiny

Primáti se mezidruhově i vnitrodruhově liší z hlediska úsilí, které věnují do rodičovské péče (Burns 2015). Obecně platí, že samice investují větší podíl energie do péče o potomky, zatímco samci se primárně snaží maximalizovat počet reprodukčních partnerek, se kterými zplodí další generace. Burns (2015) proto zvažuje, že převládající monogamní systém gibonů nezajišťuje pouze pevné sociální vazby mezi jedinci, ale že také vytváří předpoklad pro aktivní zapojení samců do rodičovské péče. Tuto myšlenku již dříve uvedl Trivers (1972), který dále dodává, že k neustálé přítomnosti partnera dochází za účelem zvýšení jistoty otcovství.

Rodičovská péče bývá definována jako jakékoliv chování rodičů, které zlepšuje fitness potomků. Je dělena na péči přímou a nepřímou viz Tabulka 1 (Burns 2015).

Tabulka 1 - Rozdělení rodičovské péče (Zdroj: Burns 2015; vlastní zpracování)

Rodičovská péče	
Přímá	Krmení
	Ochrana (přímo mláděte)
	Transport
	Shlukování (huddling)
	Grooming
	Hra
	Jiná forma socializace (v blízkosti)
Nepřímá	Obrana zdrojů
	Ochrana (vyjma mláděte)

Období rané ontogeneze mláděte je u gibonů rozděleno do několika fází zahrnujících novorozence, juvenilní období, adolescenci a subadultní období. V průběhu ontogeneze mláděte dochází k postupným změnám sociálních vztahů a interakcí s jeho rodiči (Burns 2015), přičemž role a typy investic do mláděte se mohou u obou rodičů v průběhu ontogeneze měnit (Brockelman 2009).

Novorozený jedinec je zcela závislý na matce. Bezprostředně po porodu se mládě začne držet matčina těla a přijímá od ní výživu. V této fázi ontogeneze je vztah mezi matkou a mládětem velmi úzký oproti otci, který se nepodílí na nošení ani výživě (Brockelman 2009; Burns 2015). Juvenilní období (cca 2-5 let) se u gibonů vyznačuje již určitou mírou autonomie (samostatnosti) mláďat (Burns 2015) a je charakteristické zvýšeným zájmem o sociální hru a grooming, který je ochotně přijímán mládětem od rodičů (Ellefson 1974). Juvenilní mládě zároveň tráví již méně času na těle matky a samo se pohybuje po stromech, nicméně stále zůstává v blízkosti rodičů (Burns 2015). S přechodem do adolescence a následně i během subadultního období (cca 5-8 let) dochází k výrazným změnám v sociálních vztazích (Burns 2015). V této době se stále zvyšuje autonomie nedospělých jedinců. Postupně také dochází k větší periferizaci (vzdalování) mláděte od rodičů, které se následně může pohybovat až na hranicích teritoria (Burns et al. 2011). Tyto situace byly zaznamenány nejčastěji u subadultních samců a jejich otců, kdy mládě čelí narůstajícímu napětí a agresi ze strany otce, který v něm začíná vidět potencionálního reprodukčního soupeře, ačkoliv Brockelman et al. (1998) uvádí, že k přímému nahrazení otce synem dochází pouze zřídka. Tyto fáze ontogeneze jsou nejčastěji provázeny poklesem frekvence sociální hry a snížením tolerance dospělých jedinců, což vede k nárůstu konfliktů ve skupině, který vede k dalšímu zvětšení periferizace a případně až k disperzi (odchodu) mláďat z rodinné skupiny (Brockelman et al. 1998; Brockelman 2009). Ontogeneze sociálních vztahů je v rodině ukončena disperzí potomka z rodinné skupiny. Důvodem k odchodu bývá nejčastěji stoupající agrese rodiče stejného pohlaví (Burns 2015) či

jiné sociální faktory ovlivňující sociální dynamiku skupiny (Brockelman et al. 1998; Brockelman 2009).

Sociální a fyziologické události by měly dle Burns et al. (2011) ovlivňovat sociální dynamiku uvnitř skupiny. Mezi tyto události můžeme zařadit například narození nového potomka, což může vést ke změně charakteru vnitroskupinových interakcí. Aldrich-Blake a Chivers (1973) a Chivers a Chivers (1975) uvádějí, že v den porodu došlo u juvenilního samce siamanga ke změně vzdálenosti (proximity) vůči ostatním jedincům skupiny, pravděpodobně v důsledků zvýšené agresivity ze strany matky nebo otce. Tyto výsledky naznačují, že starší potomci reagují na narození nového sourozence zvětšením vzdálenosti, kterou tráví od rodičů (Burns et al. 2011). Míra sociálních interakcí je ve skupině tedy přímo ovlivněna počtem mláďat (Leighton 1987).

3.3.2.1 Otcovská péče

Obvykle se uvádí, že samci gibonů neposkytují (vyjma siamangů) měřitelnou míru otcovské péče, i navzdory převažující sociální monogamii (Lappan 2008). Oproti tomu jiné výzkumy došly k závěru, že samci gibonů sice přímou rodičovskou péči poskytují, ale výrazně méně, než samci ostatních druhů monogamních primátů (Wright 1990; Burns 2015). Burns (2015) proto uvažuje, že se množství poskytnuté přímé rodičovské péče u samců gibonů mezidruhově i individuálně liší a lze ji tak označit za variabilní (Burns 2015). Samci gibonů by se ale měli dle Bartlett (2009) přímé rodičovské péči vyhýbat, aby mohli investovat ušetřený čas a energii do obrany rodinné skupiny, a tedy jejího bezpečí a přežití. Investice samců do přímé péče by pak měla nastat až v případě, kdy se péče stane pro samice příliš nákladnou nebo pokud není k dispozici jiný jedinec schopný postarat se o mládě (Lappan 2008).

Samci gibonů mohou formy rodičovské péče poskytovat prostřednictvím sociální hry, shlukování (huddling), groomingu, obranou zdrojů a obranou mláďat před predací či infanticidou (Brockelman 2009; Burns 2015). Samci se ale majoritně odlišují od samic v oblasti sociální hry s mládětem. Tu totiž právě nejčastěji iniciuje sám samec a často k ní také dochází i přes neochotu mláděte (zejména kolem 6 měsíců jeho života). Otec ale nikdy nebere mládě přímo matce, nicméně pouze v případě, kdy ho matka ponechá samotné. Ve chvíli, kdy je hra příliš „drsná“ a mládě na ni reaguje negativně (nejčastěji vokalizací), jej následně odvede matka od otce pryč. Otec je sice schopen mláďata nosit, nicméně k tomu dochází velmi málo. Stejné platí také pro grooming či sdílení potravy, kdy otec zřídkakdy rozlomí preferované jídlo a podělí se o něj s mládětem (Clemens et al. 2008).

Výzkum provedený na druhu gibon lar konkrétně uvádí, že čas, který otec věnuje rodičovským interakcím s mládětem se rovná 12 % z jeho celkového času. Od 5.-13. měsíce mláděte dochází k rapidnímu snížení sociálních interakcí s otcem, a to pouze na 0,6 %. Následně se od 15.-17. měsíce mláděte množství sociální interakce opět zvyšuje, a dokonce může předcházet množství času, které mládě stráví s matkou. Totožné chování bylo u stejného samce

zaznamenáno již dříve v přítomnosti jeho předešlého potomka, což poukazuje na periodické opakování vzorců otcovské péče (Clemens et al. 2008).

Míra otcovské péče také závisí na reprodukčním stavu matky. V případě, kdy je samice březí nebo kojí potomky, samci obecně tráví více času péčí o mláďata. Dále také investují větší množství času do sociální hry s potomky a zároveň tuto hru také častěji iniciují. Nicméně míra agresivity, se u otců v závislosti na množství potomků v rodině, neliší (Burns 2015).

3.3.2.2 Mateřská péče

U gibonů zodpovídá za péči o potomstvo především samice (Clutton-Brock 1991). Samice nejčastěji projevuje rodičovské chování nošením, kojením, groomingem a sdílením potravy s potomkem. Potravu mládě nejčastěji přijímá samo nebo z matčiny ruky, bez rezistence z její strany. Mimo to také samice gibonů zajišťují termoregulaci mláďat (Burns 2015) tak, že mládě drží v těsné blízkosti svého těla, zejména v prvních týdnech života, kdy ještě mládě nedokáže samo efektivně regulovat svou tělesnou teplotu. Obecně lze tedy říci, že u samic převládá rodičovské chování typu péče a pohodlí poskytujícího chování (comfort giving behaviour). Iniciace interakce s matkou je ve většině případů prováděna vokalizací mláděte, na kterou matka okamžitě reaguje, otec ale nikoliv (Burns 2015).

Studie provedené na druhu gibon lar uvádí, že se podíl sociálních interakcí mezi matkou a mládětem liší v průběhu času. Původně byl podíl sociálních interakcí mezi matkou a mládětem roven 51 % jejího celkového času, kdežto následně se hodnota po 13 měsících pozorování snížila, a to pouze na 12 %. Doba, kterou matka strávila nošením potomka se rovněž snížila, pravděpodobně v důsledku celkového času věnovaného interakcím s potomkem. Hra se v průběhu této studie mezi matkou a mládětem nikdy nevyskytla, ačkoliv se ji mládě aktivně snažilo do probíhající hry zapojit (Clemense et al. 2008).

Množství investic do rodičovské péče u samic závisí na jejich reprodukčním stavu, kdy především březost s laktací ovlivňují jejich energetickou bilanci (Speakman 2008). Příkladem může být situace, kdy březí a laktující samice tráví prokazatelně méně času hrou s potomky, i když péče o potomky zůstává stejná. Zároveň byla u samic, které pečují o více mláďat současně, zaznamenána tendence k častější agresivitě vůči potomkům Samice jsou ale vždy bez ohledu na jejich reprodukční stav hlavními poskytovateli groomingu a také vždy groomují mláďata častěji a déle nežli samci (Burns 2015).

3.3.2.3 Proximita

Proximitu lze charakterizovat jako vzájemnou blízkost mezi jedinci. Burns et al. (2011) konkrétně uvádí, že adolescentní giboni bělolící udržují větší prostorovou vzdálenost od rodičů ve srovnání s juvenilními jedinci, kdy v tomto případě také tráví méně času v okruhu 30 cm od ostatních členů rodiny.

Dooley (2006) zaznamenala případ, kdy adolescentní samec gibona bělolícího nesl svou mladší sestru v momentě, kdy ji matka nechala samotnou. Adolescent se zároveň po narození nového mláděte zdržoval více v blízkosti matky, která jeho přítomnost tolerovala. U otce ale nedošlo ke změně z hlediska prostorové vzdálenosti od adolescenta.

3.3.2.4 Grooming

Grooming je považován za primární mechanismus pro navazování, udržování a posilování sociálních vazeb mezi jedinci (Dunbar 1991; Schino 2007; Amici 2023), kdy zároveň ovlivňuje fyziologické procesy a přispívá k redukci sociálního napětí a stresu (Aureli et al. 1999). Vyskytuje se nejčastěji ihned po krmení a účastní se jej všichni členové sociální skupiny. Právě proto je pravděpodobně nejčastěji sociální aktivitou gibonů allogrooming (vzájemná péče o srst mezi jedinci sociální skupiny), který představuje 63,9 % všech skupinových interakcí (Bartlett 2003). Grooming bývá obvykle nejprve iniciován fyzickým kontaktem, který zahrnuje vzájemnou blízkost a dotek na tělo druhého jedince (Burns et al. 2011). Dospělci se groomují 4-6 % jejich aktivního času, zatímco matky s mláďaty tráví groomingem ještě o hodinu navíc v době odpočinku (Palombit 2000). Grooming mláďat ze strany dospělého samce je pozorován pouze příležitostně, přičemž samci obecně groomují mláďata méně často nežli samice (Brockelman 2009). Burns (2015) dodává, že otcové tráví větší podíl času groomingem potomků pouze v případě, pokud se vyskytuje v rodině současně více mláďat. Tímto způsobem může otec odlehčit jinak zvýšenou zátěž matek.
Adolescentní samci gibonů bělolících tráví stejné množství času groomingem jako dospělci v 5,5 letech jejich života (Burns et al. 2011).

3.3.2.5 Sociální hra

Hravé chování gibonů zahrnuje “wrestling” (zápasení), “chasing”(pronásledování), “slapping” (fackování) a “biting” (kousání) (Bartlett 2003). Mezi další prvky hry se dle Burns et al. (2011) řadí také „tapping“ (poklepávání), „grabbing“ (uchopení), „pulling“ (tahání), „escape“ (útěk) a „looking behind“ (ohlížení za sebe). Do sociální hry se u gibonů zapojují především juvenilní a adolescentní jedinci, přičemž juvenilní mláďata vyhledávají sociální hru častěji. Celkově tvoří sociální hra u mláďat 65,9 % všech jejich sociálních interakcí, což se zásadně liší od dospělců, u kterých byla hra zaznamenána pouze v 9,4 % případů (Burns et al. 2011).

U gibonů bělolících dosahuje sociální hra nejvyšší intenzity v 5. roce života, avšak její následná přítomnost u starších nedospělých jedinců naznačuje, že přetrvává i nadále, nejméně do 7 let (Burns et al. 2011). Dospělí samci a samice sice bývají mláďaty zapojeni do hry, ale pouze příležitostně, pravděpodobně z toho důvodu, že si mláďata nejčastěji hrají v době groomingu dospělců (Bartlett 2003). Burns et al. (2011) a Suwanvecho (1997) poukazují konkrétně na častější zapojení otce do hry s mláďaty, nicméně byly zaznamenány i situace, kdy otec začal projevovat zájem o hru s mláďaty až po odchodu nejstaršího mláděte z rodinné skupiny (Treesucon 1984).

3.3.2.6 Agrese

Agonistické chování je mezi členy stejné sociální skupiny velmi vzácné, což uvádí již Bartlett (2003), který během svého výzkumu zaznamenal pouze několik případů výskytu pronásledování (chasing), fackování (slapping) a úchopu (grabbing). Ve všech případech byl ale cílem útoku pouze adolescentní samec a většina incidentů vznikla v důsledku faktoru potravy (Bartlett 2003). Pozdější studie Burns et al. (2011) přímo popisuje výskyt agonistických interakcí vůči subadultnímu samci u druhu gibona stříbrného (*Hylobates moloch*). Uvádí, že přechod do subadultního období (5-7 let) se časově shodoval s výskytem agrese ze strany otce vůči subadultnímu samci. Hradec et al. (2021) zároveň dodává, že subadultní samci prochází v tomto období (5,6 - 7,1 let) fází tranzice vokalizace, kdy také uvažuje, že je právě produkce male call příčinou zvyšujícího se napětí ve skupině. V případě studie Burns et al. (2011) se konkrétně objevila agrese ze strany otce v případě, kdy se adolescent přiblížil k dospělé samici. Agresivitu vůči adolescentovi však vykazovala i matka, zejména v reakci na jeho pokus manipulovat s nově narozeným mláděte m. Míra agresivity rodičů vůči potomkům tedy může kolísat v závislosti na vnitroskupinových faktorech (Burns et al. 2011).

3.4 Chov gibonů v zoo

V místě přirozeného výskytu gibonů jsou hrozby všudypřítomné, nicméně největší riziko pro ně představuje zejména lov a ztráta habitatu. Dopad těchto hrozeb vedl k tomu, že jsou v Mezinárodním svazu ochrany přírody (IUCN) vedeny všechny druhy gibonů pod statutem „ohrožení“ či „kriticky ohrožení“. Proto za účelem ochrany a obnovy populací v zoo existují přesně dané postupy k určení, zda může být druh nebo taxon zařazen do jejich chovu. Často využívaná kritéria zahrnují: 1) hodnocení jedinečnosti druhu – v případě gibonů se jedná o brachiaci, 2) jeho přínos pro výzkum či vzdělávání – existuje jen malé množství provedených výzkumů na gibonech, 3) statut ochrany – giboni patří k nejohroženějším taxonům na světě. Giboni tedy všechny tyto faktory splňují, a tak se zoologické zahrady jejich chovem v zajetí (*ex situ)* snaží podílet na ochraně tohoto vysoce ohroženého taxonu. Celosvětově je chováno v programech v zoo celkem 8 druhů gibonů, ačkoliv celkový počet chovaných jedinců je značně nakloněn ve prospěch pouze dvou druhů, a to gibon lar a siamang. Chov ostatních druhů gibonů, u nichž je chov obtížný a u kterých je nepravděpodobné, že by se do budoucna stali soběstačnými, je zachován pouze v menších populacích. Obecně lze říci, že ochrana a chov *ex situ* zahrnuje řadu činností, od správy populací v zajetí, přes vzdělávání a zvyšování povědomí o daném druhu až po podporu výzkumu této oblasti (Geissmann 2007; Melfi 2011)

Na základě údajů z Mezinárodního informačního systému pro druhy (ISIS) chovalo k roku 2011 celkem 456 členských zoologických zahrad na světě 685 616 161 jedinců gibonů. Tento počet je však uznáván spíše jako podhodnocený, protože zahrnuje pouze ty jedince, kteří jsou evidováni a drženi v členských státech ISIS. Péče o gibony *ex situ* je převážně organizována na regionální úrovni asociacemi zoologických zahrad prostřednictvím různých programů, které navíc podporují ochranářské aktivity v přirozeném prostředí jejich výskytu (*in situ*) (Melfi 2011). Nicméně Cooke a Schillaci (2007) zmiňují, že v poslední době přibývá poznatků, které poukazují na vliv prostředí zoologických zahrad ve spojitosti s chováním zvířat, a to včetně primátů. Tento fakt zmiňuje i Melfi (2011), který dodává, že welfare (fyzická ale i psychická pohoda) primátů, kteří jsou chovaní v zajetí, může být prostředím zoologických zahrad významně ovlivněno. Dokonce některé studie poukazují na fakt, že pouhá přítomnost návštěvníků v zoo mění chování primátů a zasahuje do jejich sociálních interakcí, teritoriálního chování, ale i do potravního chování, lokomoce a groomingu (Cooke & Schillaci 2007). S touto informací souhlasí Burns et al. (2011), která konkrétně uvádí, že množství času stráveného aktivitou, a tedy i sociálními interakcemi, se mezi primáty žijícími v lidské péči a ve volné přírodě často liší. U páru gibonů bělolících bylo pozorováno, že přítomnost návštěvníků vedla u samice k tomu, že trávila méně času odpočinkem a více se věnovala tzv. self-directed behaviour (chování zaměřené vůči sobě samému, např. selfgrooming, dotýkání se vlastního těla, škrábání se, zívání apod.), kdežto samec trávil méně času pohybem a více odpočíval (Cooke & Schillaci 2007). V případě chovu v zoo je proto stále nutné zkoumat vliv a dopad environmentálních faktorů (například i na porodnost a úmrtnost), což by umožnilo další zlepšení managementu chovu gibonů v zoo (Melfi 2011).

4 Metodika

Praktická část diplomové práce byla zaměřena na záznam a analýzu sociálních interakcí mezi subadultními samci gibonů bělolících a jejich rodiči v rámci pozorovaných rodinných skupin. Výzkum byl věnován frekvenci výskytu a charakteru vybraných sociálních interakcí, přičemž byli analyzovány interakce subadultního samce zvlášť vůči otci a matce (kompletní rodinná skupina) nebo mezi oběma subadultními samci navzájem (kompletní vs. nekompletní rodinná skupina) s ohledem na fázi vývoje vokalizace mláďat. Zkoumané typy sociálních interakcí zahrnovali proximitu (vzájemnou blízkost mezi jedinci), grooming, sociální hru a agresi.

Sběr dat probíhal v podmínkách českých zoologických zahrad za využití metody přímého pozorování, během kterého byly získané poznatky systematicky zaznamenávány do protokolů (viz Příloha 1). Data byla zároveň sbírána v rámci většího výzkumného projektu. Pro účely této diplomové práce byla z protokolů analyzována pouze vybraná část těchto dat, která byla následně podrobena statistickým testům.

Tato diplomová práce představovala pilotní výzkum, jehož cílem bylo ověřit metodický postup a praktickou využitelnost protokolů. Metodický postup umožnil identifikovat případné nedostatky a posoudit, zdali jsou protokoly vhodné i pro využití budoucího výzkumu.

4.1 Místo sběru a charakteristika pozorovaných skupin

Sběr dat a pozorování subadultních samců gibonů probíhalo celkově ve dvou zoologických zahradách, v Ústí nad Labem a v Ostravě. V každé ze zmíněných zoo byla předmětem pozorování jedna rodinná skupina – kompletní v Zoo Ústí nad Labem a nekompletní v Zoo Ostrava.

V době výzkumu se na území České republiky nacházelo pouze omezené množství chovaných jedinců, kteří splňovali kritéria vymezené věkové kategorie a druhu pro zařazení do výzkumu. Z tohoto důvodu byl vzorek pozorovaných subjektů omezen pouze na dvě dostupné rodinné skupiny. Protože ale zároveň nebylo k dispozici více kompletních rodinných skupin, které by bylo možné srovnat, byla rodinná skupina v Ostravě, i přes její neúplné složení, do výzkumu zařazena. Tento přístup umožnil pozorování alespoň dvou subadultních samců ve stejném časovém období.

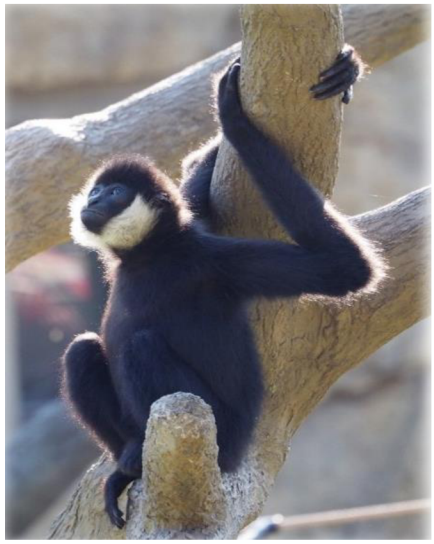
Kompletní rodinná skupina byla v době výzkumu složena z otce, matky, mladšího sourozence a subadultního samce viz Obrázek 4. Nekompletní rodinná skupina byla oproti tomu složena pouze z matky a subadultního samce viz Obrázek 5, otec nebyl přítomen z důvodu úhynu viz Tabulka 2.

Tabulka 2 - Složení kompletní a nekompletní rodinné skupiny (Zdroj: Vlastní zpracování)

Zoo	Status rodinné skupiny	Složení	Datum narození
Ústí nad Labem	Kompletní	Dospělý samec	11/2003
		Dospělá samice	10/2006
		Juvenilní samec	06/2021
		Subadultní samec	09/2017
Ostrava	Nekompletní (bez otce)	Dospělá samice	7/2000
		Subadultní samec	11/2017

V obou případech byli giboni bělolící chováni v expozici skládající se ze dvou částí – vnitřní a venkovní. V menší vnitřní části, která byla vybavena omyvatelnými povrchy (dlaždice), policemi, provazy a bidélky, giboni nejčastěji odpočívali a docházelo zde také k jejich krmení (třikrát denně v Ostravě a dvakrát denně v Ústí). Krmná dávka se nejčastěji skládala z okusu (olistěných větví), zeleniny, vajec, hmyzu, granulí a případně vitamínových doplňků. Voda byla k dispozici *ad libitum*. Údržba a čištění ubikací byly prováděny pravidelně tak, aby bylo zajištěno čisté a bezpečné prostředí pro chov. Vnitřní ubikace byla v případě Zoo Ústí nad Labem rozšířena o poměrně prostornou venkovní část, která je primárně vybavena provazy, bidélky a závěsným aparátem různého charakteru s cílem stimulovat přirozené chování gibonů. V Zoo Ostrava byla rodinná skupina umístěna ve starém pavilonu primátů, kde byl taktéž součástí expozice venkovní výběh s různým závěsným aparátem, nicméně byl prostor této části, v porovnání s prostory v Zoo Ústí, menší. Ubikace byli v obou případech bez možnosti přístupu k přirozené vegetaci.

Obrázek 4 – Subadultní samec v Zoo Ústí nad Labem (Zdroj: Martina Přikrylová)



Obrázek 5 – Subadultní samec v Zoo Ostrava (Zdroj: Martina Přikrylová)

4.1.1 Délka a frekvence sběru dat

Sběr dat probíhal čtyřikrát ročně v období od dubna do listopadu 2023 viz Tabulka 3. Každé pozorování trvalo dva po sobě jdoucí dny s minimálním rozestupem alespoň šesti týdnů tak, aby bylo možné sledovat vývoj sociálních interakcí mláděte v delším časovém horizontu. Tento přístup umožnil zachytit změny v dynamice vztahů mezi mládětem a jeho rodiči.

Tabulka 3 - Popis sběru dat v Zoo Ústí nad Labem a Zoo Ostrava (Zdroj: vlastní zpracování)

Sběr dat				
Datum	Místo	Doba měření (~ h)	Čas měření	Počet záznamů
20.04.2023	Ústí n L.	7,5	6:20-14:03	180
21.04.2023		7	5:56-13:05	240
24.05.2023	Ostrava	7	7:36 - 14:16	180
25.05.2023		4,5	9:30-14:01	180
15.06.2023	Ústí n L.	10	4:59-15:16	300
16.06.2023		7,5	5:09-12:37	240
20.07.2023	Ostrava	10	5:31-15:23	300
21.07.2023		7,5	6:10-13:36	300
23.08.2023	Ústí n L.	8,5	5:56-14:37	240
24.08.2023		8,5	6:47-15:05	240
25.08.2023		6	6:31-12:35	240
21.09.2023	Ostrava	8	7:20-15:15	300
22.09.2023		5	6:45-11:40	240
18.10.2023	Ústí n L.	8,5	7:25-15:43	300
19.10.2023		5	7:37-12:35	240
23.11.2023	Ostrava	7	7:35-14:45	300
24.11.2023		5	7:20-12:35	300
	Celkem Ústí nad Labem	**68,5 hodin**		**2220**
	Celkem Ostrava	**54 hodin**		**2100**

4.2 Metody sběru dat

Během každého dne pozorování byly v době aktivity subadultních samců uskutečněny tři bloky sběru dat, s cílem získat komplexní přehled o vybraných sociálních interakcích a fázi vokalizace, následovně:

- Během nebo po skončení vokalizace (do 6:00 h),
- V dopoledních hodinách (6:00 – 9:00 h; 9:00 – 12:00 h),
- V odpoledních hodinách (12:00 – 15:00 h).

Sběr dat probíhal jak ve vnitřních, tak i venkovních částech ubikace, kde se giboni volně pohybovali, ve vzdálenosti 2-10 m.
Data byla v průběhu pozorování systematicky zaznamenávána do předem připraveného protokolu, který byl vytvořen v MS Excel viz Příloha 1. Jednotlivé sběry dat trvaly po dobu 30 minut a byly rozděleny na 30sekundové intervaly. Ve chvíli každého intervalu byl zaznamenán výskyt vybraných sociálních interakcí. Každý pozorovací den bylo vytvořeno několik protokolů, v závislosti na momentální aktivitě pozorovaných jedinců.

4.2.1 Záznam sociálních interakcí

Behaviorální data byla získána přímým pozorováním subadultních samců, během kterých byl do protokolů binárně zaznamenán výskyt „ano“ (1) nebo absence „ne“ (0) předem určených a definovaných typů sociálních interakcí viz Tabulka 4, zvlášť vůči otci a matce. Příležitostně byl proveden také video záznam pomocí kamery Panasonic SDR – H85 pro využití budoucího výzkumu.

Tabulka 4 - Definice vybraných typů sociálních interakcí (Zdroj: Vlastní zpracování)

Sociální interakce	Definice	Specifika
Proximita	Vzájemná blízkost	Rozlišena: <0,1 m; 0,1 –2 m;> 2 m.
Grooming	Forma péče prostřednictvím fyzického kontaktu	Použití rukou nebo úst při čištění těla
Sociální hra	Vzájemná interakce bez agresivního podtextu	Poklepání; popadnutí; tahání nebo útěk při očekávaném pronásledování
Agrese	Fyzický útok, hrozby	Kousání; bití; pronásledování vyvolávající negativní reakci; útěk; výhružky otevřenými ústy

4.2.2 Záznam vokalizace

Na základě ranní vokalizace rodinné skupiny byla v rámci každého pozorování do protokolu zaznamenána fáze vokalizace subadultního samce. Příležitostně byl proveden také audio záznam pomocí zvukového rekordéru Marantz PMD 660 pro využití budoucího výzkumu. Záznam vokalizace byl prováděn především v brzkých ranních hodinách, kdy giboni v největší míře vokalizují.

Pro rozlišení vývojových stádií vokalizace byly definovány čtyři fáze:

- Fáze 1 – nespecifická vokalizace juvenilního jedince,
- Fáze 2 - female-like great call ve spolu zpívání s matkou,
- Fáze 3 – přechod, female-like great call ve spolu zpívání s matkou + male call jako sólo zpěv,
- Fáze 4 – male call výhradně jako sólo zpěv.

4.3 Zpracování a analýza dat

Pro vyhodnocení byla provedena analýza kvalitativních dat, která umožňuje popsat a interpretovat zkoumané jevy na základě jejich kategoriálního rozdělení. Základní charakteristika souboru byla vyjádřena pomocí deskriptivní statistiky, konkrétně využitím absolutních a relativních četností, které poskytují přehled o zastoupení jednotlivých kategorií v souboru. Pro ověření statistické významnosti formulovaných hypotéz byl aplikován chí-kvadrát (χ^2) test dobré shody, jenž umožnuje posoudit, zda existují statisticky významné rozdíly mezi pozorovanými a očekávanými četnostmi. Testování bylo provedeno na hladině významnosti $\alpha = 0{,}05$ (tj. 5 %), což představuje běžně používanou úroveň pravděpodobnosti chybného zamítnutí nulové hypotézy. Veškeré statistické výpočty a analýzy byly realizovány pomocí softwaru Statistica od společnosti TIBCO Software Inc. Ukázka tabulky využité pro analýzu je zobrazena na Obrázku 5.

Pro analýzu kompletní rodinné skupiny byly brány v potaz pouze případy, kdy byla daná interakce zaznamenána jako přítomná (1). Cílem bylo specificky zhodnotit preferenci výběru subadultního samce v momentech, kdy se danému chování věnoval. Zahrnutí časových intervalů, během kterých k dané interakci nedošlo (0), by totiž ovlivnilo výsledky analýzy, zejména v případě malého celkového výskytu dané interakce.

V rámci srovnání kompletní (K) a nekompletní (N) rodinné skupiny bylo nutné využít pouze párovaná data, protože v určitých časových intervalech neexistovaly současně záznamy u obou matek. Vzhledem k tomu, že se záznamy v určitých časových intervalech mezi matkou K a matkou N lišily (protože jednu z nich nebylo v daný moment možné pozorovat), statistická analýza srovnávající obě matky využila pouze datový průnik těchto záznamů. Jedná se o ta data, pro které existoval současný záznam u obou matek. Z tohoto důvodu došlo k redukci celkového počtu záznamů zahrnutých do analýzy pro matku K v rámci srovnání s matkou N.

Rodina	ID	Datum narození	Fáze vokalizace	Čas	Interval	Vokalizace	Hra M	Hra F	Grooming M	Grooming F	Agrese M	Agrese F	Kontakt M	0,1-2m	>2m	Kontakt F	0,1-2m	> 2m
kompletní	1	11.09.2017	2	07:25-07:40	0 s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
kompletní	1	11.09.2017	2	07:25-07:40	30 s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
kompletní	1	11.09.2017	2	07:25-07:40	1 min	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
kompletní	1	11.09.2017	2	07:25-07:40	1 min 30 s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1

Obrázek 5 - Ukázka tabulky využité pro analýzu (M = male, otec; F = female, matka) (Zdroj: Vlastní zpracování)

5 Výsledky

Tato kapitola se věnuje interpretaci výsledků statistické analýzy, která byla zaměřena na vybrané sociální interakce mezi subadultními samci gibonů bělolících a jejich rodiči v rámci pozorovaných rodinných skupin. Cílem této analýzy bylo zjistit, jak se četnost výskytu jednotlivých typů sociálních interakcí subadultních samců (proximity, groomingu, sociální hry a agrese) liší zvlášť vůči otci a matce (kompletní rodinná skupina) nebo mezi oběma subadultními samci navzájem (kompletní vs. nekompletní rodinná skupina). Statistická analýza zahrnula data nasbíraná během pozorování v prostředí zoologických zahrad.

5.1 Kompletní rodinná skupina

V době pozorování byla kompletní rodinná skupina složena z otce, matky, mladšího sourozence a subadultního samce, který byl předmětem výzkumu.

H1: Subadultní samec se v kompletní rodinné skupině vyskytuje ve větší blízkosti otce než matky, což se projevuje a) vyšší četností kontaktu <0,1 m, b) vyšší četností vzdálenosti od 0,1 do 2 m, c) menší četností ve vzdálenosti >2 m, d) vyšší četností groomingu a e) vyšší četností sociální hry s otcem než s matkou, ale zároveň i f) vyšší četností agresivního chování ze strany otce vůči subadultnímu samci.

5.1.1 Proximita

H1a: Subadultní samec se vyskytuje více v blízkosti <0,1 m od otce než od matky v kompletní rodinné skupině.

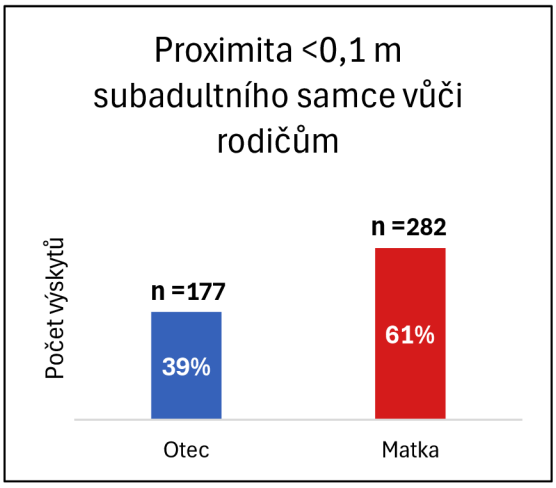
Získaná data nesouhlasí s předpokladem, a proto je H1a **zamítnuta**.
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi 2$ = 56,54; p = <0,0001) mezi četností těsné blízkosti (<0,1 m) subadultního samce s otcem nebo matkou v kompletní rodinné skupině. Subadultní samec se vyskytoval j v těsné blízkosti 177x (39 %) s otcem a 282x (61 %) s matkou z celkového počtu 459 pozorovaných výskytů této proximity viz Graf 1.

H1b: Subadultní samec se vyskytuje více ve vzdálenosti 0,1-2 m od otce než od matky v kompletní rodinné skupině.

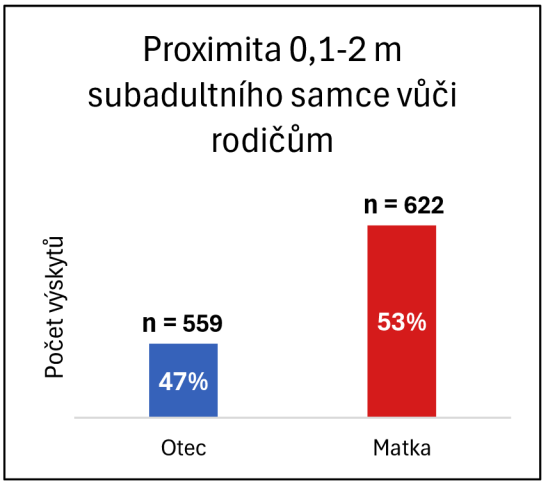
Získaná data nesouhlasí s předpokladem, a proto je H1b **zamítnuta.**
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi 2$ = 9,33; p = 0,0023) mezi četností střední vzdálenosti (0,1-2 m) subadultního samce s otcem nebo matkou v kompletní rodinné skupině. Subadultní samec se vyskytoval ve střední vzdálenosti 559x (47 %) s otcem a 622x (53 %) s matkou z celkového počtu 1181 pozorovaných výskytů této proximity viz Graf 2.

H1c: Subadultní samec se vyskytuje méně ve vzdálenosti >2 m od otce než od matky v kompletní rodinné skupině.

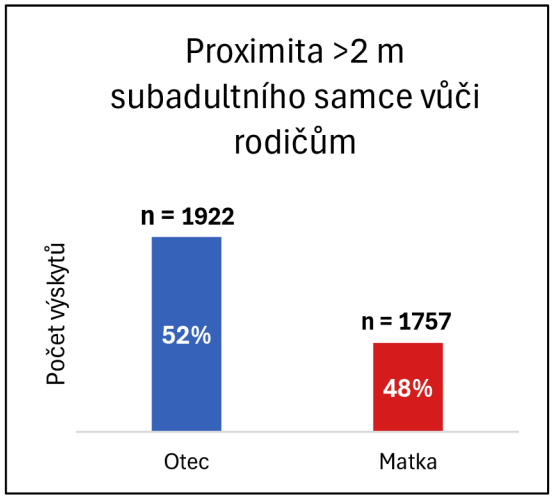
Získaná data nesouhlasí s předpokladem, a proto je H1c **zamítnuta.**
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi 2$ = 74,28; p = <0,0001) mezi četností větší vzdálenosti (>2 m) subadultního samce s otcem nebo matkou v kompletní rodinné skupině. Subadultní samec se vyskytoval ve větší vzdálenosti 1922x (52 %) s otcem a 1757x (48 %) s matkou z celkového počtu 3679 pozorovaných výskytů této proximity viz Graf 3.



Graf 1 – Výskyt těsné blízkosti subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování)



Graf 2 – Výskyt střední vzdálenosti subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování)



Graf 3 – Výskyt větší vzdálenosti subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování)

5.1.2 Grooming

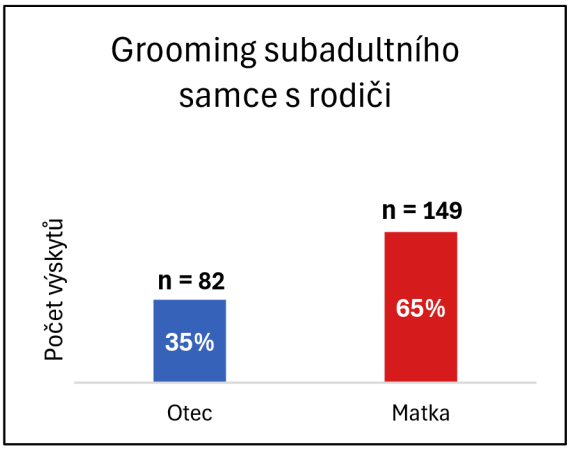
H1d: Subadultní samec se více groomuje s otcem než s matkou v kompletní rodinné skupině.

Získaná data nesouhlasí s předpokladem, a proto je H1d **zamítnuta.**
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi 2$ = 43,18; p = <0,0001) mezi četností groomingu subadultního samce s otcem nebo matkou v kompletní rodinné skupině. Subadultní samec se groomoval 82x (35 %) s otcem a 149x (65 %) s matkou z celkového počtu 231 pozorovaných výskytů groomingu viz Graf 4.

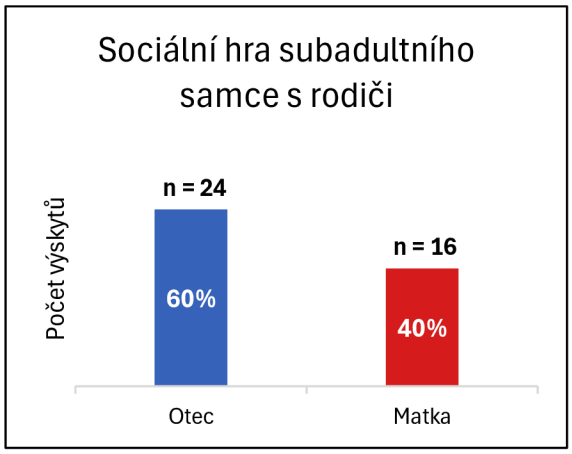
5.1.3 Sociální hra

H1e: Subadultní samec si hraje více s otcem než matkou v kompletní rodinné skupině.

Získaná data nesouhlasí s předpokladem, a proto je H1e **zamítnuta**.
Nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi 2$ = 3,73; p = 0,0533) mezi četností hry subadultního samce s otcem nebo matkou v kompletní rodinné skupině. Ačkoliv pozorované frekvence výskytu naznačovaly mírný trend ve prospěch otce, tento rozdíl nedosáhl hladiny statistické významnosti (p>0,05). Hodnota p se nicméně nachází velmi blízko hranice 0,05 což naznačuje tzv. hraniční významnost (borderline signifikance). Subadultní samec si hrál 24x (60 %) s otcem a 16x (40 %) s matkou z celkového počtu 40 pozorovaných výskytů hry viz Graf 5.



Graf 5 - Výskyt groomingu subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování)



Graf 4 - Výskyt sociální hry subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování)

5.1.4 Agrese

H1f: Vůči subadultnímu samci je zaznamenána vyšší míra agrese ze strany otce než matky v kompletní rodinné skupině.

Statistické vyhodnocení agrese nebylo možné z důvodu nízkého počtu zaznamenaných výskytů. Vůči subadultnímu samci se vyskytla agrese 2x ze strany otce a 1x ze strany matky. Omezený počet pozorované agrese neposkytoval dostatečný základ pro chí-kvadrát (χ^2) test dobré shody, a proto nebylo možné předpokládanou hypotézu H1f potvrdit ani zamítnout.

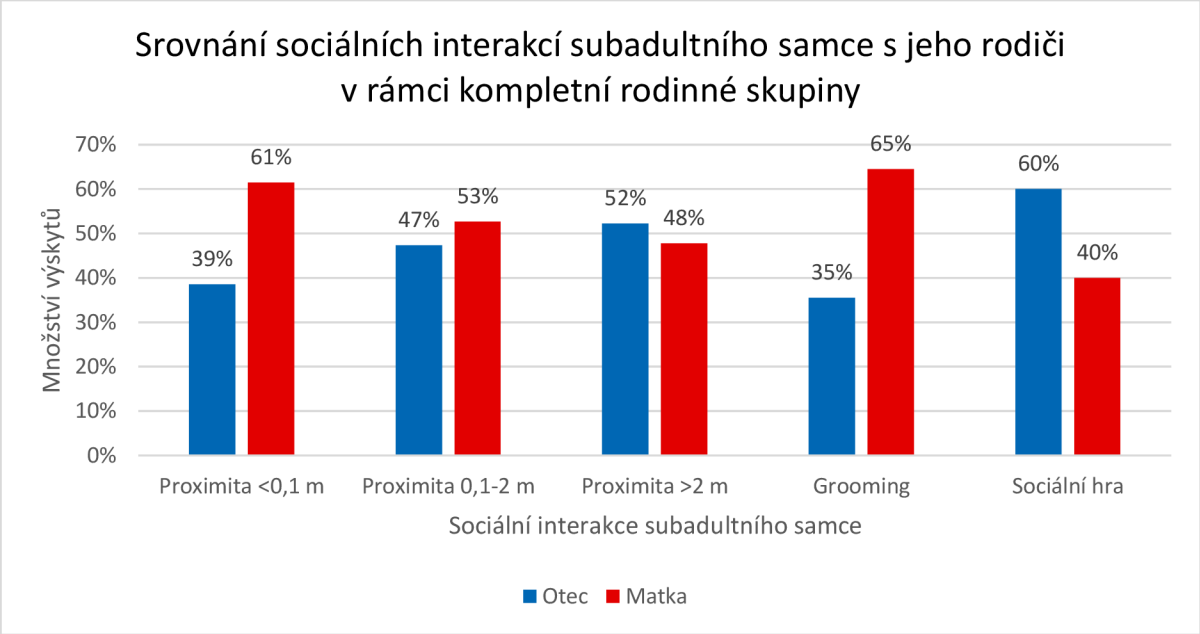
5.1.5 Celkové porovnání sociálních interakcí v kompletní rodinné skupině

Ve srovnání s otcem, vůči kterému byla ze strany subadultního samce zaznamenána vyšší četnost větší vzdálenosti >2 m (O: 1922 vs. M:1757) a sociální hry (O: 24 vs. M:16), byla vůči matce zaznamenána vyšší četnost těsné blízkosti <0,1 (M: 282 vs. O: 177), střední vzdálenosti 0,1-2 m (M: 622 vs. O: 559) a groomingu (M: 149 vs. O: 82). Vyšší četnost výskytu agrese byla vůči subadultnímu samci zaznamenána ze strany otce (O: 2 vs. M: 1) viz Tabulka 5.

Tabulka 5 - Srovnání sociálních interakcí subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování)

Sociální interakce	Kompletní rodinná skupina	
	Otec	Matka
Proximita <0,1 m	177	282
Proximita 0,1-2 m	559	622
Proximita >2 m	1922	1757
Grooming	82	149
Sociální hra	24	16
Agrese	2	1

Graf 6 srovnává relativní zastoupení jednotlivých sociálních interakcí subadultního samce s otcem a matkou rámci kompletní rodinné skupiny.



Graf 6 – Relativní srovnání sociálních interakcí subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování)

5.2 Srovnání kompletní a nekompletní rodinné skupiny

V době pozorování byla nekompletní rodinná skupina složena z matky a subadultního samce, který byl předmětem výzkumu.

H2: Subadultní samec se v nekompletní rodinné skupině vyskytuje ve větší blízkosti matky v porovnání s kompletní rodinnou skupinou, což se projevuje a) vyšší četností kontaktu <0,1 m a b) vzdálenosti od 0,1 do 2 m, c) menší četností ve vzdálenosti >2 m, d) vyšší četností groomingu a e) sociální hry s matkou ve srovnání s matkou z kompletní rodinné skupiny, ale zároveň i f) vyšší četností agresivního chování ze strany matky v nekompletní rodinné skupině vůči subadultnímu samci.

5.2.1 Proximita

H2a: Subadultní samec se vyskytuje více v blízkosti <0,1 m matky v nekompletní rodinné skupině než s matkou v kompletní rodinné skupině.

Získaná data souhlasí s předpokladem, a proto je H2a **potvrzena**.
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi2$ = 199,48; p = <0,0001) mezi četností těsné blízkosti (<0,1 m) subadultního samce s matkou v nekompletní a kompletní rodinné skupině. Subadultní samec se vyskytoval v těsné blízkosti 625x (71 %) s matkou v nekompletní a 254x (29 %) s matkou v kompletní rodinné skupině z celkového počtu 879 pozorovaných výskytů této blízkosti viz Graf 7.

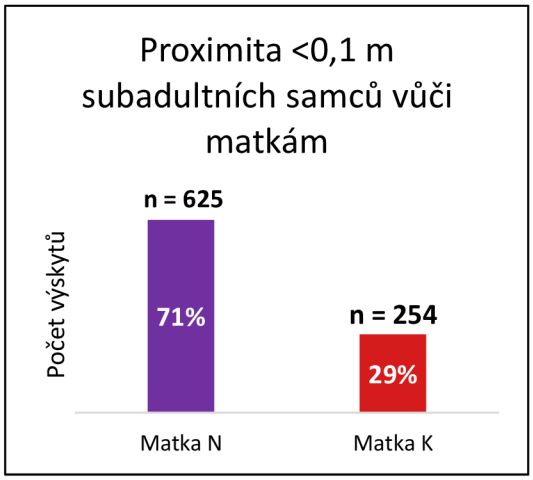
H2b: Subadultní samec se vyskytuje více ve vzdálenosti 0,1-2 m od matky v nekompletní rodinné skupině ve srovnání s matkou v kompletní rodinné skupině.

Získaná data souhlasí s předpokladem, a proto je H2b **potvrzena**.
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi2$ = 175,41; p = <0,0001) mezi četností střední vzdálenosti (0,1-2 m) subadultního samce s matkou v nekompletní a kompletní rodinné skupině. Subadultní samec se vyskytoval ve střední vzdálenosti 935x (64 %) s matkou v nekompletní a 529x (36 %) s matkou v kompletní rodinné skupině z celkového počtu 1464 pozorovaných výskytů této vzdálenosti viz Graf 8.

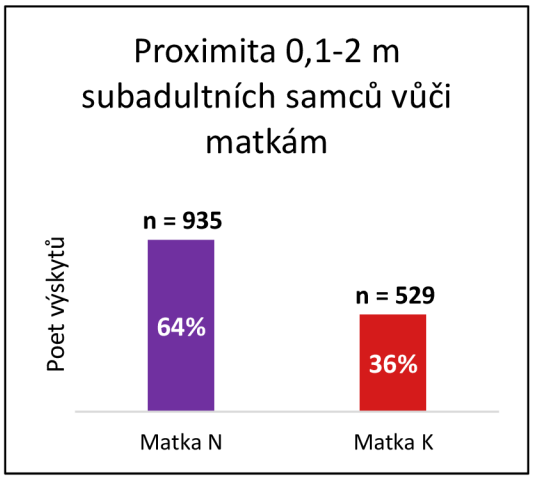
H2c: Subadultní samec se vyskytuje méně ve vzdálenosti >2 m od matky v nekompletní rodinné skupině ve srovnání s matkou v kompletní rodinné skupině.

Získaná data souhlasí s předpokladem, a proto je H2c **potvrzena**.
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi2$ = 150,76; p = <0,0001) mezi četností větší vzdálenosti (>2 m) subadultního samce s matkou v nekompletní a kompletní rodinné skupině. Subadultní samec se vyskytoval ve větší vzdálenosti 1304x (44 %) s matkou v nekompletní a 1655x (56 %)

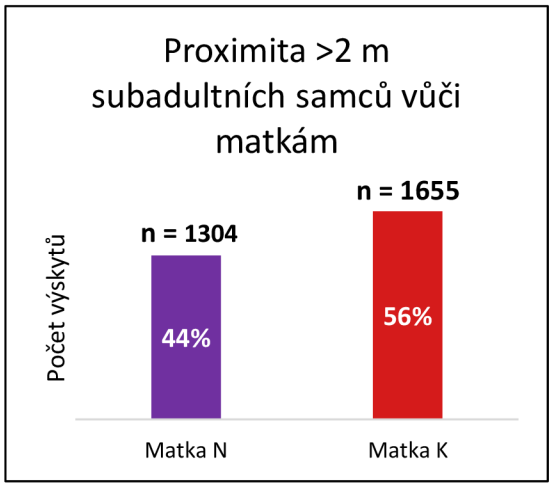
s matkou v kompletní rodinné skupině z celkového počtu 2959 pozorovaných výskytů této vzdálenosti viz Graf 9.



Graf 8 – Výskyt těsné blízkosti subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování)



Graf 7 – Výskyt střední vzdálenosti subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování)



Graf 9 – Výskyt větší vzdálenosti subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování)

5.2.2 Grooming

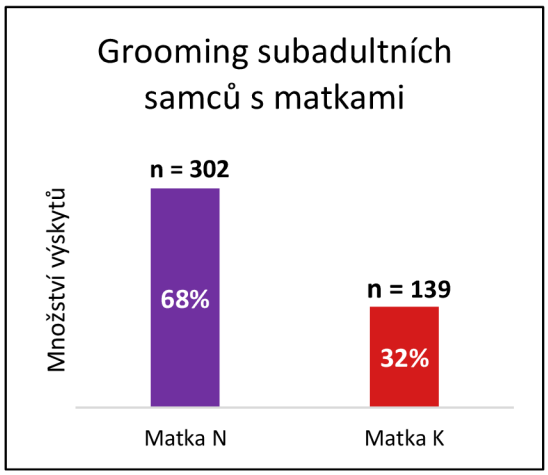
H2d: Subadultní samec se více groomuje s matkou v nekompletní rodinné skupině než s matkou v kompletní rodinné skupině.

Získaná data souhlasí s předpokladem, a proto je H2d **potvrzena**.
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi 2$ = 63,68; p = <0,0001) mezi četností groomingu subadultního samce s matkou v nekompletní a kompletní rodinné skupině. Subadultní samec se groomoval 302x (68 %) s matkou v nekompletní a 139x (32 %) s matkou v kompletní rodinné skupině z celkového počtu 441 pozorovaných výskytů groomingu viz Graf 10.

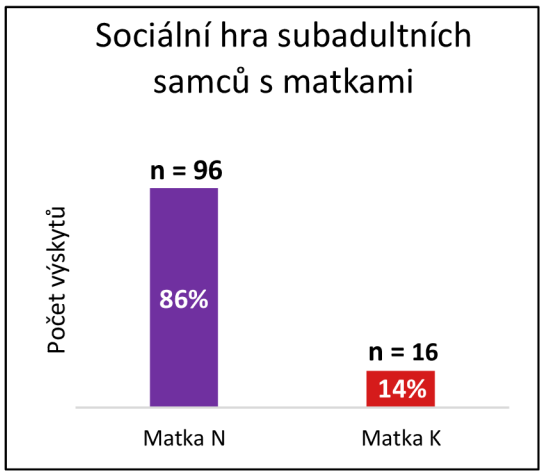
5.2.3 Sociální hra

H2e: Subadultní samec si hraje více s matkou v nekompletní rodinné skupině než s matkou v kompletní rodinné skupině.

Získaná data souhlasí s předpokladem, a proto je H2e **potvrzena**.
Byl zjištěn statisticky významný rozdíl ($\chi 2$ = 56,02; p = <0,0001) mezi četností sociální hry subadultního samce s matkou v nekompletní a kompletní rodinné skupině. Subadultní samec si hrál 96x (86 %) s matkou v nekompletní a 16x (14 %) s matkou v kompletní rodinné skupině z celkového počtu 112 pozorovaných výskytů hry viz Graf 11.



Graf 11 - Výskyt groomingu subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování)



Graf 10 – Výskyt sociální hry subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a matkou v kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování)

5.2.4 Agrese

H2f: Vůči subadultnímu samci je zaznamenána vyšší míra agrese v kompletní rodinné skupině než v nekompletní rodinné skupině.

Statistické vyhodnocení agrese nebylo možné z důvodu nízkého počtu zaznamenaných výskytů. Vůči subadultnímu samci se vyskytla agrese 16x ze strany matky v nekompletní

rodinné skupině a 1x ze strany matky v kompletní rodinné skupině. Omezený počet pozorované agrese neposkytoval dostatečný základ pro chí-kvadrát (χ^2) test dobré shody, a proto nebylo možné předpokládanou hypotézu potvrdit ani zamítnout.

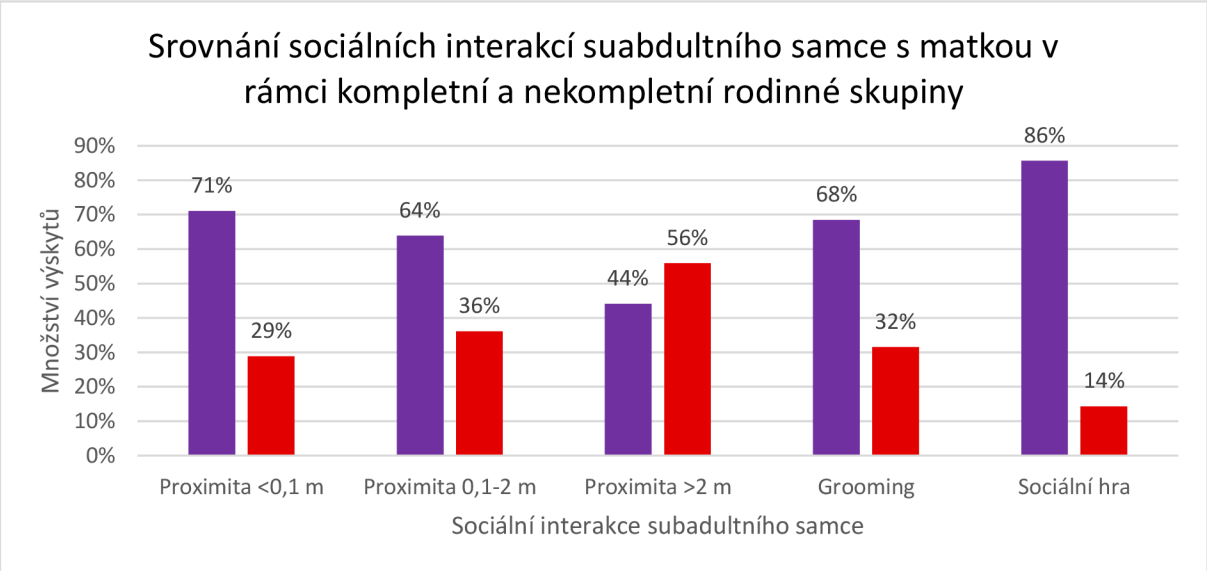
5.2.5 Celkové porovnání sociálních interakcí mezi kompletní a nekompletní rodinnou skupinou

Ve srovnání s matkou v kompletní rodinné skupině (Matka K), vůči které byla ze strany subadultního samce zaznamenána vyšší četnost pouze u větší vzdálenosti >2 m (K: 1655 vs. N: 1304), byla vůči matce v nekompletní rodinné skupině (Matka N) zaznamenána vyšší četnost těsné blízkosti <0,1 m (N: 625 vs. K: 254), střední vzdálenosti 0,1-2 m (N: 935 vs. K: 529), groomingu (N: 302 vs. K: 139) a sociální hry (N: 96 vs. K: 16). Vyšší četnost výskytu agrese byla vůči subadultnímu samci zaznamenána ze strany matky N (N: 16 vs. K: 1) viz Tabulka 6.

Tabulka 6 - Srovnání sociálních interakcí subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování)

Sociální interakce	Kompletní vs. nekompletní rodinná skupina	
	Matka N	Matka K
Proximita <0,1 m	625	254
Proximita 0,1-2 m	935	529
Proximita >2 m	1304	1655
Grooming	302	139
Sociální hra	96	16
Agrese	16	1

Graf 12 srovnává relativní zastoupení jednotlivých sociálních interakcí subadultního samce s matkou v rámci nekompletní (matka N) a kompletní (matka K) rodinné skupiny.



Graf 12 - Relativní srovnání sociálních interakcí subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování)

5.3 Celkové porovnání výsledků

Tabulka 7 shrnuje výsledky statistického vyhodnocení pozorovaných sociálních interakcí (p-hodnota a signifikance) a zároveň uvádí relativní četnosti výskytu jednotlivých sociálních interakcí u obou rodinných skupin.

Tabulka 7 - Celkové porovnání výsledků statistické analýzy (Zdroj: Vlastní zpracování)

Sociální interakce	Kompletní rodinná skupina				Kompletní vs. nekompletní rodinná skupina			
	Otec (%)	Matka (%)	p–hodnota	Signifikance	Matka N (%)	Matka K (%)	p-hodnota	Signifikance
Těsná blízkost (<0,1)	39	61	<0,0001	***	71	29	<0,0001	***
Střední vzdálenost (0,1-2 m)	47	53	0,0023	***	64	36	<0,0001	***
Větší vzdálenost (>2 m)	52	48	<0,0001	***	44	56	<0,0001	***
Grooming	35	65	<0,0001	***	68	32	<0,0001	***
Sociální hra	60	40	0,0533	*	86	14	<0,0001	***

6 Diskuze

Studium sociálního vývoje a dynamiky rodinných vztahů je u gibonů, jakožto dlouhověkých primátů, náročné vzhledem k jejich dlouhé generační době a arboreálnímu způsobu života, který komplikuje jejich přímé pozorování (Burns & Judge 2016). Ačkoliv je sociální systém gibonů poměrně dobře popsán (Geissmann 1993; Brockelman et al. 1998; Sommer & Reichard 2000; Brockelman 2009; Burns et al. 2011), informace týkající se komplexních interakcí uvnitř těchto skupin, zejména během subadultního období mláďat, zůstávají neúplné. Rovněž jsou stále velmi omezené informace týkající se sociálních interakcí mezi subadultními samci a jejich rodiči, včetně rozdílů v chování ze strany subadultního samce zvlášť vůči otci a matce. Většina studií popisuje obecné vzorce chování v určitém věku mláďat či péči ze strany rodičů (Burns 2015), zaměřují se na změny sociální dynamiky uvnitř sociální skupiny (Brockelman et al. 1998), či na specifické události jako disperze mláďat (Brockelman et al. 1998; Burns et al. 2011). Stále však chybí detailní popis specifických interakcí a vztahů v rodinných skupinách. Bartlett (2003) dokonce konkrétně uvádí, že jedním z nejméně prozkoumaných aspektů čeledi Hylobatidae, je právě jejich sociální chování.

Oba subadultní samci (v kompletní rodinné skupině ve věku 5,6 - 6,2 let; v nekompletní rodinné skupině ve věku 5,4 - 6 let), kteří byli předmětem tohoto výzkumu, produkovali po celou dobu pozorování female-like great call. Toto zjištění je v rozporu s prvním popisem ontogeneze vokalizace u druhu gibona zlatolícího, kde bylo pozorováno přechodné období (tranzice) v průběhu 5,6-7,1 let věku jedinců, kdy subadultní samci produkovali jak samičí, tak samčí typ vokalizace (Hradec et al. 2021). Oba pozorovaní samci gibonů bělolících by tedy měli již obdobím tranzice procházet, nicméně ani u jednoho z nich nebyl během sběru dat zaznamenán samčí vokální vzor (male call) a k očekávanému přechodu na samčí typ vokalizace prozatím nedošlo. Ačkoliv jsou giboni zlatolící a bělolící příbuzné druhy v rámci stejného rodu, ontogeneze vokalizace u gibonů bělolících dosud nebyla specificky popsána. Je tedy možné, že u tohoto druhu dochází ke tranzici a produkci plně vyvinuté samčí vokalizace v pozdějším věku než u gibonů zlatolících. Pozorování v rámci této práce tak může poukazovat na mezidruhovou variabilitu v ontogenezi vokalizace v rámci rodu *Nomascus*.

Na druhou stranu právě předpoklad probíhajícího vokálního dospívání byl jedním z teoretických východisek pro formulaci hypotéz H1 (a-c), které očekávaly bližší výskyt subadultního samce s otcem v kompletní rodinné skupině. Skutečnost, že u sledovaných jedinců k vokální tranzici ještě nedošlo, by pak mohlo být jedním z možných vysvětlení, proč byla naopak pozorována větší blízkost k matce než k otci. Pokud by subadultní samci již produkovali male calls, dalo by se očekávat, že by se dynamika prostorových vztahů s rodiči změnila.

6.1 Srovnání sociálních interakcí mezi subadultním samcem a jeho rodiči v kompletní rodinné skupině

Výzkum v kompletní rodinné skupině ukázal, že H1, která předpokládala silnější preferenci otce subadultním samcem, nebyla potvrzena. Konkrétně byly vyvráceny dílčí hypotézy týkající se proximity (H1a, H1b, H1c), jelikož se subadultní samec signifikantně častěji vyskytoval v těsné blízkosti (<0,1 m) a střední vzdálenosti (0,1-2 m) od matky, a naopak ve větší vzdálenosti (>2 m) od otce. Rovněž byla vyvrácena hypotéza groomingu (H1d), protože subadultní samec signifikantně více preferoval grooming s matkou i hypotéza sociální hry (H1e), protože zjištěný rozdíl nebyl statisticky natolik významný, ale ukázal se zde možný trend. Hypotézu agrese (H1f) nebylo možné statisticky vyhodnotit, z důvodu nízkého počtu celkových výskytů během pozorování. Celkově tedy výsledky ukázaly v kompletní rodinné skupině preferenci matky, což je v rozporu s původní hypotézou H1.

6.1.1 Proximita

Hypotéza H1(a,b,c) předpokládala, že se bude subadultní samec v kompletní rodinné skupině vyskytovat ve větší blízkosti otce. Oproti předpokladu bylo zjištěno, že subadultní samec v kompletní rodinné skupině preferuje těsnou blízkost matky (61 %) oproti otci (39 %).

Tento výsledek by mohl naznačovat přetrvávající silnou vazbu s matkou a současně narůstající napětí s otcem, kterému se nedospělý samec může začít z tohoto důvodu spíše vyhýbat, což je charakteristické pro subadultní období mláďat (Burns et al. 2011; Burns 2015). V tomto období totiž napětí mezi subadultním samcem a jeho otcem narůstá, což se projevuje vyšším výskytem agonistických interakcí s otcem a následnou periferizací mláděte, kdy se jedinec drží spíše na okraji teritoria a netráví tolik času v blízkosti rodiny (Brockelman et al. 1998; Burns et al. 2011; Burns & Judge 2016). Zároveň by toto období mohlo být spojeno s přípravou mláděte na disperzi. K té totiž často dochází právě v důsledku rostoucí kompetice nebo konfliktu s rodičem stejného pohlaví (Burns 2015). Ještě před samotným opuštěním rodné skupiny tak bylo pravděpodobně možné pozorovat změny v chování subadultního samce, který si z tohoto důvodu postupně začínal udržovat větší odstup od otce. Udržování větší vzdálenosti od otce by také mohlo být efektivní strategií, jak subadultní samec minimalizuje riziko konfliktu.

Jak již bylo zmíněno v literární rešerši, pouto mláděte s matkou je v počátečních fázích jeho ontogeneze velmi těsné (Burns 2015). Zjištěný výsledek by tedy mohl být důkazem, že podobná forma vazby přetrvává mezi mládětem a matkou i během subadultního období. Matka tedy pravděpodobně stále představuje pro subadultního samce zdroj komfortu a bezpečí, což je projeveno jejich častější vzájemnou blízkostí.

Výsledná větší vzdálenost od otce je také v souladu se studií Burns et al. (2011), která popisuje větší průměrnou vzdálenost subadultního samce od otce oproti matce u druhu gibona stříbrného. V tomto případě byla pozorovaná průměrná vzdálenost od otce přibližně 7 m,

zatímco od matky pouze 5 metrů. V této diplomové práci byla ale zaznamenávána největší vzdálenost >2 m, díky čemuž nelze paralelu výsledků konkrétněji porovnat, nicméně lze konstatovat, že výsledná větší vzdálenost v této studii potvrzuje pozorované chování subadultního samce v kompletní rodinné skupině.

6.1.2 Grooming

Hypotéza H1d předpokládala, že se bude subadultní samec v kompletní rodinné skupině groomovat více s otcem. Oproti předpokladu bylo zjištěno, že subadultní samec více preferoval grooming s matkou (65 %) nežli s otcem (35 %).

Tento poznatek je konzistentní s dostupnou literaturou, která zdůrazňuje primární roli matky v péči o potomky a menší, variabilnější zapojení otců u většiny druhů gibonů s výjimkou siamangů (Clemens et al. 2008; Brockelman 2009; Burns 2015). Mezi matkou a mládětem se v raných fázích ontogeneze vytváří velmi těsná vazba, která v určité míře přetrvává i během subadultního období (Burns 2015). Grooming by proto mohl být považován za klíčový mechanismus, který dlouhodobě udržuje vztah mezi matkou a mládětem, což je v souladu s informací, že je grooming mimo jiné prostředkem pro upevňování sociálních vztahů mezi jedinci (Dunbar 1991; Schino 2007; Amici 2023).

Výrazně nižší frekvence groomingu subadultního samce s otcem může být přímým důsledkem změny povahy jejich vztahu během subadultního období. Subadultní období je charakteristické nárůstem napětí i zvýšeným množstvím agonistických interakcí mezi otcem a dospívajícím samcem (Burns et al. 2011; Burns 2015). V kontextu těchto informací lze tedy předpokládat, že může dojít k obecnému poklesu frekvence sociálních interakcí s otcem, které vyžadují vzájemnou blízkost a toleranci mezi jedinci. Subadultní jedinec by se takto mohl aktivně vyhýbat situacím, které by mohli vést ke konfliktu. Na druhou stranu se ale obecně uvádí, že grooming také přispívá k redukci sociálního napětí a stresu jedinců (Aureli et al. 1999). Na základě této informace by mělo dojít ze strany nedospělého samce naopak k častějšímu groomingu otce, aby tak subadultní samec „uklidnil“ potencionálně napjaté vztahy. Protože k této situaci ale nedošlo, lze pouze předpokládat, že napětí ještě není tak vysoké, aby jej měl mladý samec nutkání mírnit.

Nicméně Burns (2015) uvádí, že otcové tráví větší podíl času groomingem potomků v případě, kdy je v rodině více mláďat. Tímto způsobem tak mohou ulevit matce od zvýšené zátěže při péči o více potomků. Ačkoliv by tedy přítomnost dalšího mláděte mohla teoreticky vést k očekávání vyšší frekvence groomingu ze strany otce v rodině celkově, ke zvýšené frekvenci groomingu ve vztahu k suabdultnímu samci nedošlo. Je ale možné, že otec groomoval primárně mladšího potomka, čímž by se omezil čas pro grooming subadultního samce.

6.1.3 Sociální hra

Hypotéza H1e předpokládala, že si bude subadultní samec v kompletní rodinné skupině hrát více s otcem. Oproti předpokladu byl zjištěno, že rozdíl v preferenci nebyl natolik významný, nicméně lze konstatovat, že si subadultní samec hrál o něco více s otcem (60 %) než s matkou (40 %).

Poirier a Smith (1974) uvádí, že subadultní období je fáze ontogeneze mláděte směřující k dospělosti a disperzi, díky čemuž může celková frekvence sociální hry klesat. Snížení frekvence sociální hry během subadultního období konkrétně popsali Burns (2015) a Burns a Judge (2016). Obtížně detekovatelná preference hry pozorovaného mláděte vůči jednomu rodiči tak může být důsledkem obecného poklesu frekvence sociální hry v subadultním období. Pokles hry je v tomto věku typický i pro jiné primáty (Burns & Judge 2016). Během subadultního období dochází zároveň k nárůstu napětí mezi otcem a mladým samcem (Burns et al. 2011; Burns 2015). Toto napětí by pak mohlo také obecně snižovat motivaci k sociální hře nebo její toleranci ze strany otce, což by vedlo k vyrovnanějšímu výslednému poměru hry s matkou.

Zjištění, že sociální hra subadultního samce není výrazně častější s otcem než s matkou, je v souladu s pozorováním u druhu gibon lar. Brockelman (2009) v této studii uvádí, že sociální hra probíhá mezi dospělými samci a mláďaty pouze příležitostně. Pokud je tedy sociální hra u gibonů mezi mláďaty a jejich rodiči obecně nízká, není překvapivé, že nebyl nalezen statisticky významný rozdíl mezi otcem a matkou. Na druhou stranu Clemens et al. (2008) u stejného druhu zaznamenal, že mládě preferovalo ve hře právě svého otce. Ten hru taktéž častěji inicioval i přes neochotu mláděte, čímž se majoritně lišil od matky. V jejím případě totiž sociální hra s mládětem vůbec pozorována nebyla, ačkoli ji mládě ke hře vyzývalo. Jednalo se o mládě staré 17 měsíců, a tak není možné tyto závěry porovnat s pozorovanými výsledky. Častější zapojení otce do hry s mláďaty uvádí také Suwanvecho (1997). Vyšší frekvence sociální hry s otcem tak může poukazovat na snahu mláděte trénovat celkovou fyzickou zdatnost. U savců, a tak i primátů, všeobecně platí, že se samci častěji zapojují do tzv. "rough and tumble play" (drsné a hravé hry), která zahrnuje větší množství fyzického kontaktu a simulovaného boje (Pellis & Pellis 1998). Tento typ hry je považován za klíčový pro rozvoj fyzické zdatnosti, koordinace a bojových dovedností samců, které jsou potřebné v dospělosti. Častější zapojení otce do hry by tak mohlo lépe simulovat budoucí agonistické reakce s jinými samci (např. v souboji o teritoria). Otec, jakožto dospělý samec, může být proto vhodnější možnost pro sociální hru oproti matce a zároveň může být také tolerantnější pro tento typ hry. Zároveň by mohla v subadultním období sloužit hra jako relativně bezpečný způsob zjištění hranice tolerance ze strany samce, aniž by došlo k úplnému konfliktu.

V kompletní rodinné skupině byl v době pozorování také mladší sourozenec subadultního samce. Bylo zjištěno, že starší mláďata gibonů reagují na výzvy ke hře od svých mladších

sourozenců, kdy obecně mláďata primátů preferují hru s podobně starými jedinci (Imakawa 1990). Proto je tedy možné, že je velikost vzorku pozorovaných her s otcem a matkou nižší právě z důvodu preference hry subadultního samce s jeho mladším sourozencem.

6.1.4 Agrese

Hypotéza H1f předpokládala, že bude vůči subadultnímu samci v kompletní rodinné skupině zaznamenána větší agrese ze strany otce. V tomto případě nebylo možné hypotézu statisticky ověřit z důvodu velmi nízké frekvence pozorovaného chování v rámci kompletní rodinné skupiny.

Tento nízký výskyt souhlasí se závěry některých studií (Bartlett 2003), ale zároveň naznačuje možný rozpor s očekávaným zvýšením konfliktu mezi otcem a subadultním samcem v tomto období (Burns et al. 2011; Burns 2015). Primárním výsledkem pozorování tedy není rozdíl v zaznamenané míře agrese ze strany otce nebo matky, ale samotný ojedinělý výskyt agrese vůči subadultnímu samci. Toto zjištění odpovídá údajům z odborných zdrojů (Bartlett 2003; Burns et al. 2011), které uvádějí, že je vnitroskupinové agonistické chování u gibonů obecně vzácné. Bartlett (2003) konkrétně zaznamenal během svého výzkumu pouze několik případů agrese vůči subadultnímu samci, přičemž měla ale většina souvislost s kompeticí o potravu. Na druhou stranu, literatura konzistentně popisuje subadultní období jako fázi zvýšeného sociálního napětí, zejména mezi otcem a dospívajícím mládětem (Burns et al. 2011; Burns 2015). Toto očekávané napětí by mohlo úzce souviset s vokálním dospíváním subadultního samce. Hradec et al. (2021) totiž uvažuje, že právě období tranzice, kdy mladý samec začíná produkovat male call, by mohlo být „spouštěčem“ napětí mezi otcem a subadultním samcem. V kontextu této práce, kde subadultní samec ještě neprodukoval male call, by absence tohoto „spouštěče“ mohla částečně vysvětlovat pozorovanou nízkou frekvenci agrese ze strany otce. Ačkoliv Burns et al. (2011) přímo nesledovala vývoj vokalizace, zaznamenala agresi otce vůči subadultnímu samci právě v tomto období (cca 5-7 let), které se časově shoduje s očekávanou fází tranzice vokalizace popsanou ve studii Hradec et al. (2021) u gibonů zlatolících.

Nicméně agresi vůči subadultnímu samci mohou v tomto období projevovat oba rodiče, byť potencionálně v různých kontextech (Bartlett 2003 – potravní kontext) a s různou frekvencí. Zatímco otec může být agresivnější v kontextu kompetice a sociálního statusu (Burns et al. 2011; Burns & Judge 2016), matka může být agresivní například při manipulaci s mladším potomkem (Burns et al. 2011). Je proto možné, že během pozorování v rámci této práce nebyl žádný specifický kontext přítomen nebo se jim subadultní samec úspěšně vyhýbal. Protože byli pozorovaní subadultní samci chováni v lidské péči, mohli být některé „spouštěče“ konfliktu (např. omezené zdroje) nepřítomny, což by mohlo vést k celkově nízké frekvenci výskytu agrese v kompletní rodinné skupině.

Burns a Judge (2016) také diskutují o možnosti, že by mohli subadultní samci inhibovat některé své chování s cílem snížení konfliktů ve skupině. Pozorovaná nízká frekvence agrese by pak

nebyla důkazem absence napětí, ale spíše úspěšné strategie subadultního samce (například udržováním větší vzdálenosti od otce).

6.2 Srovnání sociálních interakcí mezi subadultními samci a jejich matkami v kompletní a nekompletní rodinné skupině

Ještě výraznější nedostatek informací je v oblasti srovnání sociálního chování gibonů mezi kompletními a nekompletními rodinnými skupinami. Konkrétně nejsou k dispozici žádné studie u gibonů, které by se přímo zabývaly srovnáním sociálních interakcí subadultního samce s matkou žijících v kompletní rodinné skupině versus interakcí subadultního samce s matkou žijících v nekompletní rodinné skupině. Nicméně, výzkum gibonů v posledních desetiletích prokázal, že je sociální systém a chování gibonů mnohem flexibilnější, než se dříve předpokládalo a že se tedy může sociální dynamika uvnitř skupiny měnit v reakci na různé události, jako jsou změny ve složení skupiny nebo aktuální reprodukční stav jejích členů (Palombit 1994; Brockelman et al. 1998; Burns et al. 2011; Burns & Judge 2016).

Zoologické zahrady, ve kterých bylo pozorování v rámci této studie realizováno, neposkytují stejné sociální možnosti jako volná příroda. V přírodě by totiž pravděpodobně samice po ztrátě partnera nezůstala dlouho sama, ale snažila by se spojit s jiným samcem, se kterým by vytvořila nový pár. Dynamiku změn sociálních partnerů popisují Palombit (1994) a Brockelman et al. (1998). V podmínkách zoologických zahrad je ale v případě neúplné rodinné skupiny matka s mládětem nucena k intenzivnější vzájemné socializaci, protože nemá možnost nalézt nového partnera tak, jako by tomu bylo právě ve volné přírodě. Tento fakt by mohl vysvětlovat, proč se v rámci této práce vyskytla vyšší frekvence všech sociálních interakcí subadultního samce s matkou v nekompletní rodinné skupině (Matka N) ve srovnání s matkou z kompletní rodinné skupiny (Matka K), kde měl subadultní samec možnost výběru mezi více jedinci (konkrétně mezi matkou, otcem a mladším sourozencem). Vyšší četnost sociálních interakcí v nekompletní rodinné skupině tedy naznačuje změnu v sociální dynamice v závislosti na přítomnosti otce. Flexibilitu sociálních vztahů a změny v sociální dynamice uvnitř skupiny v závislosti na sociálních nebo fyziologických událostech popsali u gibonů Burns et al. (2011), Brockelman et al. (1998) a Burns (2015).

Tento kontext podporuje i obecný princip sociálních investic u primátů. U mnoha druhů totiž bylo pozorováno, že jedinci mění sociální investice do vztahů v závislostí na sociálním kontextu. Například u některých ploskonosých opic (Callitrichidae), kde je otcovská péče běžná, může její absence vést ke změnám v dynamice skupiny a intenzitě sociálních vazeb. Obecně platí, že ztráta nebo absence jednoho typu sociálních vazeb může vést k posílení jiných sociálních vazeb (Silk et al. 2010; Strier 2016). Absence otce v nekompletní rodinné skupině gibonů, tedy pravděpodobně vede rovněž ke zvýšení intenzity a posílení vazby mezi matkou a subadultním samcem, což se projevuje ve vyšší frekvenci vzájemných sociálních interakcí ve

všech definovaných sociálních interakcích (proximity, groomingu, sociální hry a agrese), které byly předmětem výzkumu v této práci.

Srovnání sociálních interakcí subadultních samců s matkami (kompletní vs. nekompletní rodinná skupina) ukázalo, že H2, která předpokládala vyšší frekvenci interakcí s matkou v nekompletní rodinné skupině, byla potvrzena. Konkrétně byly potvrzeny dílčí hypotézy týkající se proximity (H2a, H2b, H2c), jelikož se subadultní samec signifikantně častěji vyskytoval v těsné blízkosti (<0,1 m) a střední vzdálenosti (0,1-2 m) od matky v nekompletní rodinné skupině a méně často ve větší vzdálenosti (>2 m) od matky v kompletní rodinné skupině. Rovněž byla potvrzena hypotéza groomingu (H2d) a sociální hry (H2e), protože subadultní samec signifikantně více preferoval grooming i hru s matkou v nekompletní rodinné skupině. Hypotézu agrese (H2f) nebylo možné statisticky vyhodnotit z důvodu nízkého počtu celkových výskytů během pozorování. Celkově tedy výsledky ukázaly intenzivnější sociální interakce s matkou v nekompletní rodinné skupině oproti matce v kompletní rodinné skupině, což je v souladu s původní hypotézou H2.

6.2.1 Proximita

Hypotéza H2 (a,b,c) předpokládala, že se bude subadultní samec vyskytovat ve větší blízkosti matky v nekompletní rodinné skupině. Na základě předpokladu bylo zjištěno, že subadultní samec preferuje těsnou blízkost matky v nekompletní rodinné skupině (71 %) oproti matce v kompletní rodinné skupině (29 %).

Subadultní samec se v kompletní rodinné skupině vyskytoval ve větší vzdálenosti od otce. Lze tedy předpokládat, že přítomnost otce aktivně ovlivňuje prostorové uspořádání skupiny. Tuto myšlenku podporují studie zabývající se flexibilitou sociálních vztahů gibonů (Palombit 1994; Brockelman et al. 1998; Burns et al. 2011), které uvádí, že změna ve složení skupiny povede ke změnám v její sociální dynamice (a tedy ke změnám prostorových vztahů), což je v souladu s výsledky této práce. Pokud se tedy matka v kompletní rodinné skupině vyskytovala často v blízkosti otce, mohlo být pro subadultního samce obtížnější vyskytovat se v její těsné blízkosti, aniž by se zároveň nepřiblížil k otci (kterému se pravděpodobně snaží v důsledku zvýšení napětí ve skupině vyhýbat). Absence otce v nekompletní rodinné skupině tak odstraňuje tento „omezující“ faktor.

Zvýšená frekvence větší blízkosti subadultního samce s matkou v nekompletní rodinné skupině ale nemusí být pouze důsledkem omezené možnosti výběru. Studie na primátech naznačují, že samice mohou hrát aktivní roli v managementu prostorových vztahů. Například u titiů (*Callicebus*) bylo zjištěno, že se samice aktivně podílí na kontrole blízkosti v páru (Fernandez-Duque et al. 2020). Pokud bychom tuto informaci vztáhli na gibony, jejichž sociální systém je založen na párových vazbách, pak by absence samce mohla vést k tomu, že bude mít samice tendenci udržovat větší blízkost vůči subadultnímu samci. Matka by tak mohla aktivně vyhledávat jeho blízkost nebo minimálně omezovat větší vzdálenost, aby si zajistila

sociální kontakt, a tím kompenzovala chybějící interakce s partnerem. Samotná prostorová blízkost je u primátů považována za klíčový ukazatel síly a kvality sociálních vztahů (Amici 2023). Čas strávený v blízkosti jiného jedince usnadňuje afiliativní interakce, jako je například grooming, nebo může snižovat stres (Amici 2023). Zjištění, že byl subadultní samec a matka v nekompletní rodinné skupině ve větší blízkosti tedy naznačuje, že byla jejich sociální vazba „intenzivnější".

6.2.2 Grooming

Hypotéza H2d předpokládala, že se bude subadultní samec groomovat více s matkou v nekompletní rodinné skupině. Na základě předpokladu bylo zjištěno, že subadultní samec preferuje grooming s matkou v nekompletní rodinné skupině (68 %) oproti matce v kompletní rodinné skupině (32 %).

Výrazně vyšší četnost groomingu mezi subadultním samcem a jeho matkou v nekompletní rodinné skupině souvisí s již diskutovaným zjištěním o jejich vzájemné blízkosti. Vyšší frekvence času stráveného v těsné blízkosti matky totiž vytváří více příležitostí pro „afiliativní" interakce, mezi které patří i grooming. Zvýšená frekvence groomingu tedy dále podporuje interpretaci, že je sociální vazba mezi matkou a subadultním samcem v nekompletní rodinné skupině intenzivnější.

Grooming představuje pro primáty primární mechanismus pro navazování, udržování a posilování sociálních vazeb mezi jedinci (Dunbar 1991; Schino 2007; Amici 2023). Vyšší frekvence groomingu mezi subadultním samcem a matkou v nekompletní rodinné skupině tedy přímo odráží investici do jejich vzájemného vztahu. V situaci, v níž není v rodině přítomen otec, se mezi matkou a mládětem mohla vytvořit vazba, kdy by mohlo být její posílení prostřednictvím groomingu klíčové pro sociální stabilitu mezi oběma jedinci. Tuto situaci lze vnímat také jako projev sociální kompenzace – zesílení investice do existujícího vztahu v reakci na chybějícího jedince ve skupině. Podobný princip uvádí Burns (2015), která zjistila, že subadultní giboni bez sourozenců mají tendenci groomovat své rodiče častěji než subadultní jedinci, kteří měli sourozence. Absence otce by tedy mohla mít podobný efekt, kdy mládě soustředí grooming na zbývajícího rodiče.

Grooming mimo jiné ovlivňuje u primátů i fyziologické procesy, jako se snížení srdeční frekvence nebo hladiny stresových hormonů. Zároveň také přispívá k redukci sociálního napětí a stresu (Aureli et al. 1999). Je tedy možné, že život v nekompletní rodinné skupině může být spojen s určitou mírou nejistoty, kdy by zvýšená míra groomingu mohla sloužit jako mechanismus zvládaní stresu a posílení pocitu bezpečí.

6.2.3 Sociální hra

Hypotéza H2e předpokládala, že si bude subadultní samec hrát častěji s matkou v nekompletní rodinné skupině. Na základě předpokladu bylo zjištěno, že subadultní samec preferuje hru s matkou v nekompletní rodinné skupině (86 %) oproti matce v kompletní rodinné skupině (14 %).

Giboni v subadultním věku silně preferují hru s mladšími sourozenci (Burns 2015). Zároveň se často uvádí, že je otec hlavním herním partnerem mláďat (Clemens et al. 2008). V kompletní rodinné skupině tak měl subadultní samec možnost preferovat mladšího sourozence, což bylo pravděpodobně důsledkem nesignifikantního rozdílu v preferenci mezi otcem a matkou.
V nekompletní rodinné skupině, kde nebyl přítomen otec ani sourozenec, tak mohla matka převzít roli hlavního herního partnera. U gibonů si dle Burns (2015) matky s potomky hrají, ačkoliv může být frekvence sociální hry ovlivněna jejich reprodukčním stavem, kdy se v případě březosti či laktace zapojují do hry s potomky prokazatelně méně. Protože nebyla matka v nekompletní rodinné skupině v době pozorování březí ani nekojila jiné potomky, měla dostatek energie a prostoru pro hru se subadultním samcem. Zároveň byla z těchto důvodů také pravděpodobně více motivovaná ke hře nežli matka v kompletní rodinné skupině, která se musela navíc ještě starat o mladšího potomka, protože u gibonů zodpovídá za hlavní péči především samice (Burns 2015).

I přes obecný pokles sociální hry mláděte v tomto věku (Burns 2015), výsledná vysoká frekvence hry v nekompletní rodinné skupině naznačuje určitý přetrvávající význam, pravděpodobně z hlediska posilování a udržování sociální vazby s matkou. Tento výsledek je ale v rozporu s informací, že matky obecně nebývají hlavními herními partnery pro starší potomky (Nicolson 1986), kdy dokonce Clemens et al. (2008) uvádí, že si matka nehrála během pozorování s mládětem vůbec, i když jej ke hře vyzývalo. Zvýšená frekvence sociální hry tak pravděpodobně opět odráží sociální flexibilitu gibonů, kdy mohlo dojít k přesměrování hravého chování subadultního samce na matku, která nebyla zatížena péčí o další mládě.

6.2.4 Agrese

H2f: Vůči subadultnímu samci je zaznamenána vyšší míra agrese v kompletní rodinné skupině než v nekompletní rodinné skupině.

Hypotéza H2f předpokládala, že bude vůči subadultnímu samci zaznamenána vyšší míra agrese v kompletní rodinné skupině. V tomto případě nebylo možné hypotézu statisticky ověřit z důvodu velmi nízké frekvence pozorovaného chování v rámci obou rodinných skupin.

Jedním z možných vysvětlení zvýšené agrese ze strany matky v nekompletní rodinné skupině může být probíhající sexuální dospívání subadultního samce. Tento fakt je v souladu s poznatky Bolechová et al. (2019) a Geissmann (1991), kteří uvádí, že giboni mohou v lidské

péči pohlavně dospívat dříve, a to mezi 4,6 – 5,8 lety, nežli jedinci ve volné přírodě, u kterých je pohlavní dospělost spojována s disperzí mláďat, ke které dochází průměrně ve věku 9 let (Brockelman et al. 1998).

Ačkoliv subadultní samec během pozorování ještě neprováděl vokalizaci typickou pro samce, jak bylo zmíněno na začátku diskuze v kontextu práce Hradec et al. (2021), fyziologická maturace může předcházet plnému rozvoji všech sekundárních znaků (Burns & Judge 2016). Subadultní samec v nekompletní rodinné skupině tak mohl začít vnímat matku nejen jako rodiče, ale i jako potencionálního, avšak geneticky nevhodného sexuálního partnera. Zvýšená agrese z její strany by pak mohla být mechanismem pro potlačení sexuálních projevů syna. Tento princip aktivního potlačení inbreedingu byl naznačen v práci Brockelman et al. (1998), kdy mladý samec opustil teritorium, přestože měl potencionální příležitost spářit se s matkou po úhynu otce.

7 Zhodnocení navržené metody sběru dat a limity práce

Tato diplomová práce představuje pilotní výzkum s cílem ověření metodického postupu sběru behaviorálních dat. Tento postup byl navržen s cílem efektivně zachytit výskyt vybraných sociálních interakcí mezi subadultním samcem a jeho rodiči. K jeho dosažení byla využita metoda přímého pozorování, během které byl zaznamenáván výskyt sociálních interakcí do předem připravených protokolů, a to vždy ve specificky určených časových intervalech. Zároveň byly příležitostně nahrávány sociální interakce a vokalizace pro potřeby budoucího výzkumu. Metodický postup zajistil systematický a kontinuální záznam fáze vokalizace a pozorovaných výskytů sociálních interakcí v rámci obou rodinných skupin, kdy byla jeho využitím získána komplexní data o vzájemné blízkosti, groomingu, sociální hře a agresi mezi subadultním samcem a jeho rodiči. Na základě těchto poznatků by mohl být navržený metodický postup doporučen pro budoucího výzkum sociálních interakcí a vokalizace u gibonů. Budoucí studie by ale mohly zvážit záznam „iniciátora“ a „příjemce“ interakcí či vzít v potaz kontext sociálních interakcí (např. krmení), které by mohli fungovat jako spouštěče určitého chování.

Hlavním limitem této studie byl omezený počet dostupných rodinných skupin gibonů bělolících chovaných v České republice. V době výzkumu byla dostupná pouze jedna kompletní rodinná skupina v Zoo Ústí nad Labem. Aby bylo možné porovnání alespoň mezi dvěma subadultními samci, do výzkumu byla zařazená také nekompletní rodinná skupina bez otce v Zoo Ostrava. I když jsou nasbíraná data podrobná a umožnila ucelený vhled na sociální interakce subadultních samců s jejich rodiči, menší vzorek subjektů do určité míry omezuje možnost zobecnění výsledků na větší populace. Výzkum se také soustředil cíleně na jeden druh gibonů, a proto nelze závěry automaticky aplikovat na jiné druhy gibonů, u nichž se může sociální dynamika a rodičovské role lišit (Wright 1990; Burns 2015). Pro budoucí výzkum by na základě této limitace bylo vhodné doporučit zahrnutí většího množství pozorovaných rodinných skupin, a to kompletních i nekompletních, aby bylo možné jejich další porovnání.

Pozorování navíc probíhalo v prostředí zoologických zahrad. Ačkoliv zoo představují příležitost pro detailní pozorování, sociální chování jedinců se může v lidské péči lišit od sociálního chování jedinců žijících ve volné přírodě (Melfi 2011). Faktory jako omezený prostor, nemožnost přirozené disperze, a především nemožnost vytvoření nového páru (v případě matky v nekompletní rodinné skupině) tak mohly ovlivnit výskyt pozorovaných sociálních interakcí. Z tohoto důvodu by bylo vhodné provést obdobný výzkum zahrnující také jedince žijící ve volné přírodě, aby bylo možné porovnat výsledky této diplomové práce se sociálními interakcemi volně žijících jedinců.

Závěr

Diplomová práce přináší nové poznatky o sociálních interakcích mezi nedospělými samci a jejich rodiči druhu gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*), v nichž poukazuje na rozdíly v chování subadultních samců vůči otci a matce a zároveň upozorňuje na změnu sociálních vztahů v závislosti na složení rodinné skupiny. Výsledky přispívají k pochopení komplexní sociální dynamiky v rodinné skupině během ontogeneze mláďat, a zároveň poskytují ověření využité metody sběru behaviorálních a vokalizačních dat u gibonů chovaných v zoologických zahradách.

Oba subadultní samci produkovali po celou dobu pozorování female-like great call. Oproti původnímu předpokladu bylo zjištěno, že subadultní samec signifikantně více preferuje blízkost i sociální interakce s matkou než s otcem v kompletní rodinné skupině, narozdíl od porovnání matek v kompletní a nekompletní rodinné skupině, kde podle předpokladu subadultní samec signifikantně více preferuje blízkost i sociální interakce s matkou v nekompletní rodinné skupině. Výsledky poukazují na potenciálně přetrvávající silnou sociální vazbu s matkou i během subadultního období mláděte oproti vztahu s otcem, který je pravděpodobně ovlivněn vzrůstajícím napětím. Absence otce navíc vedla k výraznému ovlivnění vztahu subadultního samce s matkou, což je v souladu s dosavadními poznatky o flexibilitě sociálních vztahů gibonů.

Pro potvrzení výsledků této diplomové práce by bylo vhodné do budoucího výzkumu zařadit větší počet rodinných skupin, kdy by současně měly být zahrnuty i jiné druhy gibonů. Tento postup by umožnil mezidruhové srovnání a hlubší pochopení obecných a druhově specifických vzorců chování mezi nedospělými jedinci a jejich rodiči. Zároveň by takto bylo možné poznatky aplikovat na širší populace. Vzhledem k limitovanému počtu studií a potencionálnímu vlivu prostředí (chov v lidské péči) je také žádoucí další výzkum sociálních interakcí na jedincích žijících ve volné přírodě, se zaměřením na dlouhodobé důsledky různých rodinných kontextů. Užitečná by mohla být také kombinace behaviorálního pozorování s neinvazivním monitoringem hormonálních hladin (např. z trusu nebo moči) s cílem komplexního zhodnocení vlivu fyziologických změn na chování jedinců.

8 Literatura

Aldrich-Blake FPG, Chivers DJ. 1973. On the genesis of a group of siamang. American Journal of Physical Anthropology **38**:631-636.

Amarasinghe N, Amarasinghe AA. 2011. Social behaviours of captive Hylobates moloch (Primates: Hylobatidae) in the Javan gibbon rescue and rehabilitation center, Gede-Pangrango national park, Indonesia. Taprobanica: The Journal of Asian Biodiversity **2**:97-103.

Amici F. 2023. Primate social behaviour: Benefits, challenges and diversity of relations. Mètode **14**:103-107.

Aureli F, Preston SD, de Waal FBM. 1999. Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (Macaca mulatta): a pilot study. Journal of Comparative Psychology **113**:59.

Barelli C, Heistermann M, Boesch C, Reichard UH. 2008. Mating patterns and sexual swellings in pair-living and multimale groups of wild white-handed gibbons Hylobates lar. Animal Behaviour **75**:991-1001.

Bartlett TQ. 2003. Intragroup and Intergroup Social Interactions in White-Handed Gibbons. International Journal of Primatology **24**:239-259.

Bartlett TQ. 2009. Seasonal home range use and defendability in white-handed gibbons (Hylobates lar) in Khao Yai National Park, Thailand. Pages 265-275 in Lappan S, Whittaker D, editors. The gibbons: New perspectives on small ape socioecology and population biology. Springer Science & Business Media, Berlin.

Bleisch WV, Chen N. 1991. Ecology and behavior of wild black-crested gibbons (Hylobates concolor) in China with a reconsideration of evidence for polygyny. Primates **32**:539-548.

Bolechová P, Chaloupková H, Hradec M, Jánová E, Doležalová J. 2019. Fur color change and hormonal development in captive females of northern white-cheeked (Nomascus leucogenys) and buff-cheeked (Nomascus gabriellae) gibbons. General and Comparative Endocrinology 282 (e113210) DOI: 10.1016/j.ygcen.2019.113210.

Boyd T. 2006. Nomascus leucogenys. Animal Diversity Web. Available from https://animaldiversity.org/accounts/Nomascus_leucogenys/ (accessed April 2025)

Brockelman WY, Reichard U, Treesucon U, Raemaekers JJ. 1998. Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (Hylobates lar). Behavioral Ecology and Sociobiology **42**:329-339.

Brockelman WY. 1984. Social behaviour of gibbons. Pages 285-290 in Preuschoft H, Chivers D, Brockelman W, Creel N, editors. The lesser apes: evolutionary and behavioural biology. Edinburgh University Press, Edinburgh.

Brockelman WY. 2009. Ecology and the social system of gibbons. Pages 211-239 in Lappan S, Whittaker D, editors. The gibbons: New perspectives on small ape socioecology and population biology. Springer Science & Business Media, Berlin.

Burns BL, Dooley HM, Judge DS. 2011. Social dynamics modify behavioural development in captive white-cheeked (Nomascus leucogenys) and silvery (Hylobates moloch) gibbons. Primates **52**:271-277.

Burns BL, Judge DS. 2016. The varied path to adulthood: Plasticity in developmental timing in hylobatids. American Journal of Primatology **78**:610-625.

Burns BL. 2015. Growing up in a flexible family: behavioural development and family social dynamics in captive gibbons and siamangs (Primates: Hylobatidae) [PhD Thesis]. The University of Western Australia, Perth.

Clemens Zs, Merker B, Ujhelyi M. 2008. Observations on paternal care in a captive family of white-handed gibbons (Hylobates lar). Gibbon Journal **4**:46-50.

Clutton-Brock TH. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Cooke CM, Schillaci MA. 2007. Behavioral responses to the zoo environment by white-handed gibbons. Applied Animal Behaviour Science **106**:125-133.

Cunningham C, Mootnick A. 2009. Gibbons. Current Biology **19**: R543-R544.

Dahlin CR, Benedict L. 2014. Angry birds need not apply: a perspective on the flexible form and multifunctionality of avian vocal duets. Ethology **120**:1-10.

De Gregorio C, Carugati F, Estienne V, Valente D, Raimondi T, Torti V, Giacoma C. 2021. Born to sing! Song development in a singing primate. Current Zoology **67**:597-608.

Dooley H, Judge D. 2007. Vocal Responses of Captive Gibbon Groups to a Mate Change in a Pair of White-Cheeked Gibbons (Nomascus leucogenys). Folia Primatologica **78**:228-239.

Dooley H. 2006. Social behaviour in groups of gibbons (Hylobates leucogenys and Hylobates moloch) at Perth Zoo [Honour's Thesis]. The University of Western Australia, Perth.

Dunbar RIM. 1991. Functional significance of social grooming in primates. Folia Primatologica **57**:121-131.

Ellefson JO. 1974. A natural history of white-handed gibbons in the Malayan Peninsula. Pages 1-136 in Rumbaugh DM, editor. Gibbon and siamang, vol. 3. Karger, Basel.

Fan P F, Huo S. 2009. The northern white-cheeked gibbon (Nomascus leucogenys) is on the edge of extinction in China. *Gibbon Journal*, **5**:45-52.

Fernandez-Duque E, Huck M, Van Belle S, Di Fiore A. 2020. The evolution of pair-living, sexual monogamy, and cooperative infant care: Insights from research on wild owl monkeys, titis, sakis, and tamarins. American Journal of Physical Anthropology **171**:118-173.

Fischer J, Price T. 2017**.** Meaning, intention, and inference in primate vocal communication. Neuroscience & Biobehavioral Reviews **82**:22-31.

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

Geissmann T. 1991. Reassessment of age of sexual maturity in gibbons (Hylobates spp.). American Journal of Primatology **23**:11-22.

Geissmann T. 1993. Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae) [PhD Thesis]. University of Zurich, Zürich.

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

Geissmann T. 2007. Status reassessment of the gibbons: Results of the Asian Primate Red List Workshop 2006. Gibbon Journal **3**:5-15.

Goustard M. 1984. Pattern and functions of loud calls in the concolor gibbon. Pages 404-415 in Preuschoft H, Chivers DJ, Brockelman WY, Creel N, editors. The lesser apes: evolutionary and behavioural biology. Edinburgh University Press, Edinburgh.

Haimoff EH, Yang XJ, He SJ, Chen N. 1986. Census and survey of wild black-crested gibbons (Hylobates concolor concolor) in Yunnan Province, People's Republic of China. Folia Primatologica **46**:205-214.

Harding L. 2012. Nomascus leucogenys (Primates: Hylobatidae). Mammalian Species **44**:1-15.

Hradec M, Bolechová P, Svobodová I. 2016. Production of a female-specific great call in an immature male gibbon, the Nomascus genus. Primates **57**:445-448.

Hradec M, Illmann G, Bartoš L, Bolechová P. 2021. The transition from the female-like great calls to male calls during ontogeny in southern yellow-cheeked gibbon males (Nomascus gabriellae). Scientific Reports 11 (e22040) DOI: 10.1038/s41598-021-01648-x.

Hradec M, Illmann G, Prikrylova M, Bolechová P, Vostrá-Vydrová H. 2023. Difference in the songs of paired and unpaired southern yellow-cheeked gibbon males (Nomascus gabriellae): social status or age?. Frontiers in Ecology and Evolution 11 (e956922) DOI: 10.3389/fevo.2023.956922.

Chang SW, Brent LJ, Adams GK, Klein JT, Pearson JM, Watson KK, Platt ML. 2013. Neuroethology of primate social behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **110**:10387-10394.

Chivers DJ, Andrews P, Preuschoft H, Bilsborough A, Wood BA. 1984. Food Acquisition and Processing in Primates: Concluding Discussion. Pages 545-556 in Chivers DJ, Wood BA, Bilsborough A, editors. Food Acquisition and Processing in Primates. Springer, Boston, MA.

Chivers DJ, Chivers ST. 1975. Events preceding and following the birth of a wild siamang. Primates **16**:227-230.

Chivers DJ. 1974. The siamang in Malaya. A field study of a primate in tropical rain forest. Karger, Basel.

Imakawa S. 1990. Playmate relationships of immature free-ranging Japanese monkeys at Katsuyama. Primates **31**:509-521.

Jiang X, Wang Y, Wang Q. 1999. Coexistence of monogamy and polygyny in black-crested gibbon (Hylobates concolor). Primates **40**:607-614.

Jolly A. 1966. Lemur Social Behavior and Primate Intelligence: The step from prosimian to monkey intelligence probably took place in a social context. Science **153**:501-506.

Jungers WL. 1984. Scaling the hominoid locomotor skeleton with special reference to lesser apes. Pages 146-169 in Preuschoft H, Chivers DJ, Brockelman WY, Creel N, editors. The lesser apes: evolutionary and behavioural biology. Edinburgh University Press, Edinburgh.

Koda H, Nishimura T, Tokuda IT, Oyakawa C, Nihonmatsu T, Masataka N. 2012. Soprano singing in gibbons. American Journal of Physical Anthropology **149**:347-355.

Koda H, Oyakawa C, Kato A, Shimizu D, Rizaldi, Koyama Y, Hasegawa S. 2014. Immature male gibbons produce female-specific songs. Primates **55**:13-17.

Konrad R, Geissmann T. 2006. Vocal diversity and taxonomy of Nomascus in Cambodia. International Journal of Primatology **27**:713-745.

Lappan S, Whittaker D, editors. 2009. The gibbons: new perspectives on small ape socioecology and population biology. Springer Science & Business Media, Berlin.

Lappan S. 2007. Social relationships among males in multimale siamang groups. International Journal of Primatology **28**:369-387.

Lappan S. 2008. Male care of infants in a siamang (Symphalangus syndactylus) population including socially monogamous and polyandrous groups. Behavioral Ecology and Sociobiology **62**:1307-1317.

Leighton DR. 1987. Gibbons: Territoriality and monogamy. Pages 135-145 in Smuts B, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham R, Struhsaker T, editors. Primate Societies. University of Chicago Press, Chicago.

Margulis SW, Hálfdanardóttir MR. 2021. Hormones and Color Change in Female White-Cheeked Gibbons, Nomascus leucogenys. International Journal of Primatology **42**:201-219.

McComb K, Semple S. 2005. Coevolution of vocal communication and sociality in primates. Biology Letters **1**:381-385.

McConkey KR, Chivers DJ. 2007. Influence of gibbon ranging patterns on seed dispersal distance and deposition site in a Bornean forest. Journal of Tropical Ecology **23**:269-275.

Melfi VA. 2011. Ex situ gibbon conservation: status, management and birth sex ratios. International Zoo Yearbook **46**:241-251.

Nicolson N. 1986. Infants, mothers and other females. Pages 330-342 in Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. Primate societies. The University of Chicago Press, Chicago.

Nijman V. 2001. Forest and primate conservation and ecology of the endemic primates of Java and Borneo. Tropenbos, Wageningen.

Palombit R. 1994. Dynamic pair bonds in hylobatids: implications regarding monogamous social systems. Behaviour **128**:65-101.

Palombit RA. 2000. Infanticide and the evolution of male-female bonds in animals. Pages 239-268 in van Schaik CP, Janson CR, editors. Infanticide by Males and Its Implications. Cambridge University Press, Cambridge.

Pellis SM, Pellis VC. 1998. The structure-function interface in the analysis of play fighting. Pages 115-140 in Bekoff M, Byers JA, editors. Animal play: Evolutionary, comparative, and ecological perspectives. Cambridge University Press, Cambridge.

Poirier FE, Smith EO. 1974. Socializing functions of primate play. American Zoologist **14**:275-287.

Rawson BM, Nguyen MH, Coudrat CNZ, Roos C, Jiang X, Duckworth JW. 2020. Nomascus leucogenys. IUCN, Gland, Switzerland. Available from https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T39895A180816530.en (accessed April 2025).

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 monogamous gibbon (Hylobates lar). Ethology **100**:99-112.

Seyfarth RM, Cheney DL. 2010. Primate vocal communication. Pages 84-97 in Platt ML, Ghazanfar AA, editors. Primate neuroethology. Oxford University Press, New York.

Schino G. 2007. Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. Behavioral Ecology **18**:115-120.

Silk JB, Beehner JC, Bergman TJ, Crockford C, Engh AL, Moscovice LR, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL. 2010. Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. Current Biology **20**:1359-1361.

Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT. 1987. Primate Societies. University of Chicago Press, Chicago.

Sommer V, Reichard U. 2000. Rethinking monogamy: the gibbon case. Pages 159-168 in Kappeler PM, editor. Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition. Cambridge University Press, Cambridge.

Speakman JR. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **363**:375-398.

Strier KB. 2016. Primate behavioral ecology. Routledge, London.

Suwanvecho U. 1997. Behavioral Study of Maturation of White-handed Gibbons (Hylobates lar) at Khao Yai National Park, Thailand [PhD Thesis]. Mahidol University, Bangkok.

Swartz S, Bertram J, Biewener A. 1989. Telemetered in vivo strain analysis of locomotor mechanics of brachiating gibbons. Nature **342**:270-272.

Treesucon U. 1984. Social development of young gibbons (Hylobates lar) in Khao Yai National Park, Thailand [MSc Thesis]. Mahidol University, Bangkok.

Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. Pages 136-179 in Campbell B, editor. Sexual selection and the descent of man, 1871-1971. Aldine-Atherton, Chicago.

Wilson EO. 1975. Sociobiology: The New Synthesis. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Wrangham RW. 1987. The significance of African apes for reconstructing human social evolution. Pages 51-71 in Kinzey WG, editor. The evolution of human behavior: Primate models. SUNY Press, Albany.

Wright PC. 1990. Patterns of paternal care in primates. International Journal of Primatology **11**:89-102.

Zuberbühler K, Lemasson A. 2014. Primate Communication: Meaning from Strings of Calls. Pages 115-125 in Lowenthal F, Lefebvre L, editors. Language and Recursion. Springer, New York.

9 Seznam obrázků

Obrázek 1 - Stupeň ohrožení druhu gibona bělolícího (červeně; CR – kriticky ohrožený) (Zdroj: Rawson et. al 2020).....11
Obrázek 2 - Areál výskytu druhu gibona bělolícího (Extant – existuje, extinct – vyhynulý) (Zdroj: Khamkeo et al. 2020).....11
Obrázek 3 - Dospělý samec (vlevo) s dospělou samicí (vpravo) (Zdroj: Emre Dikici).....12
Obrázek 4 - Vývoj vokalizace nedospělých samců druhu gibona zlatolícího (Zdroj: Hradec et al. 2021).....15
Obrázek 5 - Ukázka tabulky využíté pro analýzu (M = male, otec; F = female, matka) (Zdroj: Vlastní zpracování).....28

10 Seznam tabulek

Tabulka 1 - Rozdělení rodičovské péče (Zdroj: Burns 2015; vlastní zpracování).....18
Tabulka 2 - Složení kompletní a nekompletní rodinné skupiny (Zdroj: Vlastní zpracování) 25
Tabulka 3 - Popis sběru dat v Zoo Ústí nad Labem a Zoo Ostrava (Zdroj: vlastní zpracování).26
Tabulka 4 - Definice vybraných typů sociálních interakcí (Zdroj: Vlastní zpracování) 27
Tabulka 5 - Srovnání sociálních interakcí subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování).....32
Tabulka 6 - Srovnání sociálních interakcí subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování) 36
Tabulka 7 - Celkové porovnání výsledků statistické analýzy (Zdroj: Vlastní zpracování).....37

11 Seznam grafů

Graf 1 – Výskyt těsné blízkosti subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování) 30
Graf 2 – Výskyt střední vzdálenosti subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování) 30
Graf 3 – Výskyt větší vzdálenosti subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování) 30
Graf 4 - Výskyt sociální hry subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování) 31
Graf 5 - Výskyt groomingu subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování) 31
Graf 6 – Relativní srovnání sociálních interakcí subadultního samce s otcem a matkou (Zdroj: Vlastní zpracování) 32
Graf 8 – Výskyt střední vzdálenosti subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování) 34
Graf 7 – Výskyt těsné blízkosti subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování) 34
Graf 9 – Výskyt větší vzdálenosti subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování) 34
Graf 11 – Výskyt sociální hry subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a matkou v kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování) 35
Graf 10 - Výskyt groomingu subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování) 35
Graf 12 - Relativní srovnání sociálních interakcí subadultního samce s matkou v nekompletní (N) a kompletní (K) rodinné skupině (Zdroj: Vlastní zpracování) 36

12 Seznam příloh

Příloha 1 - Protokol využívaný pro záznam sociálních interakcí během pozorování v zoologických zahradách (oranžové zvýraznění odpovídá 1 záznamu) (Zdroj: Martina Přikrylová) I

13 Samostatné přílohy

Species	Zoo	Focal animal	Family	F = adult female	Init = initiator of play	O = outside
Date	Time (start)	Fase of Vocalization	Weather	M = adult male	S = sibling	U = unseen	I = inside

	Focal A.			SIBLINGS		Play							ADULT MALE (Father) = M						ADULT FEMALE (Mother) = F						PLACE	
Time/Behav.	Feed	Vocal	Self Gr.	Grooms S	Groomed by S	M	Init	F	Init	Sib	Init	SOLO	Aggres	Contact	0,1-2m	>2 m	Grooms M	Groomed by M	Aggres	Contact	0,1-2m	>2m	Grooms F	Groomed by F	O/I/U	NOTES
0 s																										
30 s																										
1 min																										
1 min 30 s																										
2 min																										
2 min 30 s																										
3 min																										
3 min 30 s																										
4 min																										
4 min 30 s																										
5 min																										
5 min 30 s																										
6 min																										
6 min 30 s																										
7 min																										
7 min 30 s																										
8 min																										
8 min 30 s																										
9 min																										
9 min 30 s																										
10 min																										
10 min 30 s																										
11 min																										
11 min 30 s																										
12 min																										
12 min 30 s																										
13 min																										
13 min 30 s																										
14 min																										
14 min 30 s																										

Příloha 1 - Protokol využívaný pro záznam sociálních interakcí během pozorování v zoologických zahradách (oranžové zvýraznění odpovídá 1 záznamu) (Zdroj: Martina Přikrylová)