



byla delší. Kdyby si jich náhodou P. Schütze nevšiml, asi by unikli pozornosti nejen nám, ale i desítkám jiných birderů, kteří si zde pořizovali fotografie. Koho by také napadlo detailně sledovat konipasy bílé, když se kolem pohybují citronoví?

Závěrem tedy můžeme shrnout, že ve střední Evropě je hnízdní výskyt konipasa citronového stále ještě vzácností, i když hnízdění bylo zjištěno již ve většině zemí tohoto regionu. Po prvních prokázaných hnízděních ve Finsku r. 1991 a v Polsku r. 1994 navazovala další v německých Předních Pomořanech (Vorpommern) v r. 1996 a jinde. Hnízdiště v Krušných horách leží dnes na samém jihozápadním okraji dosud

7 a 8 Samec konipasa bílého anglického (*M. alba* ssp. *yarrellii*) se odlišuje od nominotypického poddruhu černým hřbetem, černavou barvou po stranách hrudi a tmavošedými boky. Černý hřbet vyniká především na druhém snímku (obr. 8), ostatní dva znaky na první fotografii (7). Rolava, 8. července 2024. Snímky O. Buška, pokud není uvedeno jinak

nestabilizovaného areálu a jistě souvisí s postupným rozšiřováním tohoto druhu západním směrem. Patří tak k roji nemnohých a dodnes většinou jen výjimečných hnízdění ve střední, případně i v západ-

ní Evropě. Vzhledem ke skutečnosti, že v Krušných horách konipasi citronoví prokazatelně a vždy úspěšně hnízdili tři sezony po sobě, máme naději, že toto místo se stalo jakousi trvale předsunutou lokalitou hnízdního areálu druhu. V příštích letech by bylo vhodné krušnohorské louky podrobněji sledovat i v širším okolí, při zachování šetrných postupů monitorování vůči hnízdicím ptákům, a zaměřit se rovněž na konipasy bílé anglické. Pokud by zde i tento poddruh zahnízdl, máme další zoologickou raritu v naší republice.

Seznam použité literatury najdete na webové stránce Živy.

Michal Hradec

Vokální vývoj u samců gibona zlatolícího během dospívání

Gibonovití (Hylobatidae) představují skupinu malých lidoopů, kteří zastávají unikátní fylogenetické místo mezi velkými lidoopy (i s člověkem čeleď Hominiidae) a starosvětskými primáty (Cercopithecoidea). I když se i velcí lidoopi vzájemně hlasově dorozumívají, všechny druhy gibonů na rozdíl od nich vydávají hlasité hlasové projevy (vokalizaci), které jsou vrozené a specifické pro daný druh a pohlaví. Ačkoli tato melodicky znějící volání samců a samic byla již dobře prostudována, ontogenetický vývoj vokálních vzorů dosud zůstával na okraji vědeckého zájmu. Proto je cílem následujícího článku shrnutí našich poznatků, ukazujících jedinečnost vokálního vývoje a získávání samčího vzoru hlasových projevů u gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*).

Charakteristika gibonů

Giboni jsou jednotnou skupinou teritoriálních a většinou párově žijících lidoopů, kteří obývají koruny stromů v tropických deštných lesích jihovýchodní Asie. Vzhledem k malému vzrůstu bývají ve vědecké literatuře označováni jako malí lidoopi a jsou řazeni do čeledi gibbonovití. Současná taxonomie rozlišuje čtyři rody gibonů (*Nomascus*, *Hylobates*, *Hoolock* a *Sym-*

phalangus) s 20 druhy. Jednotlivé rody se od sebe liší počtem chromozomů. Zajímavou morfologickou charakteristikou gibonů je jejich stejná velikost těla s absencí ocasu u samců i samic (u skupiny velkých lidoopů bývají samci větší a mohutnější než samice). Hmotnost dospělých jedinců se podle rodu pohybuje v rozmezí od 5 do 15 kg. Giboni využívají pro rychlý a efektivní pohyb v korunách stromů specifický



kou lokomoci, kterou tvoří střídání levé a pravé horní končetiny – jde o brachiaci neboli ručkování. Uvedenému pohybu se přizpůsobila anatomie těchto primátů extrémně protaženými horními končetinami s dlouhou hákovitou dlaní a prsty, které lépe nesou váhu těla.

Mezi výraznou charakteristiku gibonů patří hlasitá komunikace z melodických vzorů popisovaných jako série slabik, obecně více než jednoho typu, a produkovaných rytmicky za sebou tak, aby vytvořily rozpoznatelný vzor v čase. Díky přítomnosti hrdelního vaku, jenž zesiluje hlasový projev, je jejich volání slyšitelné na vzdálenost přesahující 2 km. Studie prokázaly, že hlasové vzory jsou geneticky fixovány, a proto byly akustické charakteristiky použity k posouzení taxonomického vztahu mezi gibony.



1 až 3 Samec, dospělý pár a samice s mládětem gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) v Zoologické zahradě Olomouc. Foto M. Kořínek

4 Původní rozšíření gibona zlatolícího znázorněné žlutě podle Červeného seznamu Mezinárodního svazu ochrany přírody (IUCN Red list) a literárních zdrojů uvedených na webové stránce Živy

Téměř všechny druhy párově žijících gibbonů kombinují své vokální vzory do koordinovaných duetů. Výjimku představují jen gibbon stříbrný (*Hylobates moloch*) a g. malý (*H. klossii*), kteří i přesto, že žijí v páru, produkují pouze sólovou vokalizaci. Proč zmíněné dva druhy netvoří duet, nebylo zatím plně objasněno. Sólová vokalizace patří také k jediné hlasové komunikaci u soliterně žijících jedinců ostatních druhů, a to převážně u samců. Ze studií vyplývá, že hlasový vzor gibbonů může naplňovat několik funkcí v závislosti na tom, zda vzniká v duetu, nebo sólově. Dosud je v literatuře přijímán názor, že soliterní samci prostřednictvím sólového volání dávají najevo svou atraktivitu samicím, možným partnerkám. Naopak význam duetních vokalizací studie připisují spíše k udržování párového a rodinného pouta, ale i k obraně teritoria.

Když se ještě krátce vrátíme k duetní vokalizaci, tato značně ojedinělá vlastnost je přítomna jen u velice malého okruhu primátů, kteří jsou různého fylogenetického původu. Do této skupiny, označované jako singing primates (zpívající primáti), se vedle gibbonů řadí titíové rodu *Cheracebus*, *Callicebus* a *Plecturocebus*, nártouni rodu *Tarsius* a lemur indri (*Indri indri*). Všechny zmíněné druhy spojuje používání koordinovaných duetů a život v monogamním sociálním systému.

Vokální vzor u gibonů zlatolících

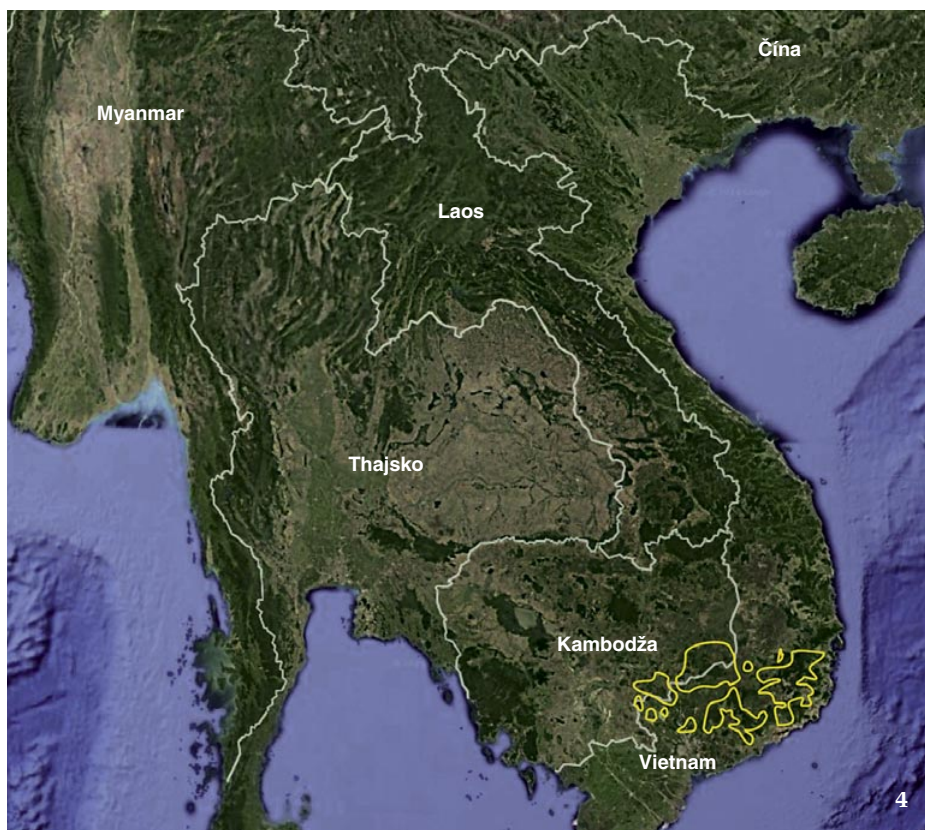
Jedním ze 7 druhů rodu *Nomascus* je gibbon zlatolící (*N. gabriellae*, obr. 1–3), někdy označovaný i jako gibbon žlutolící, který se vyskytuje v jižní části Vietnamu a v jiho-východní Kambodži (obr. 4). Jako u většiny

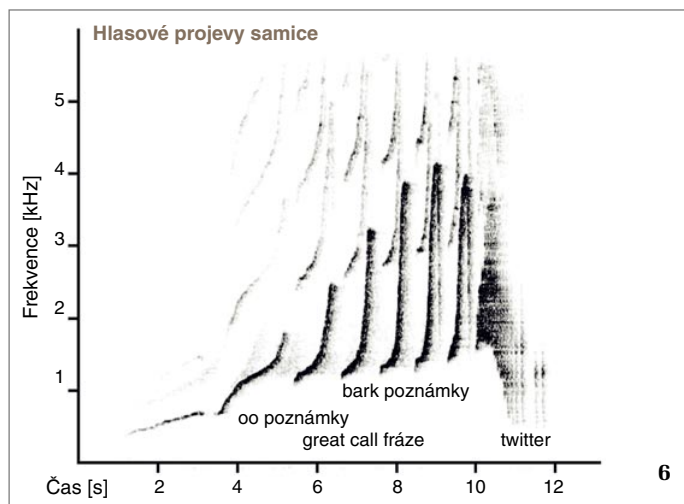
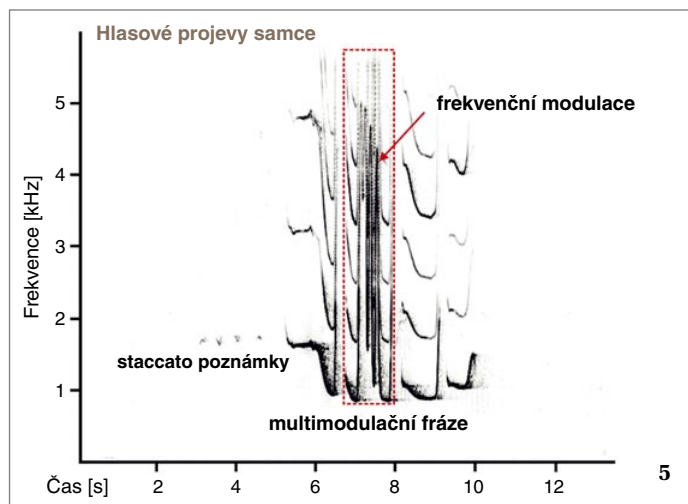
zástupců tohoto rodu je i u gibona zlatolícího patrný dichromatismus v barvě srsti. Dospělí samci mají černou srst se žlutobílým zbarvením licousů (obr. 1 a 2 vpravo). Naopak srst u dospělé samice se vyznačuje pískovým zbarvením s černým pruhem na hlavě, „korunkou“, která se táhne od konce čela a u některých samic končí až na temeni (obr. 2 vlevo a 3). I tento druh je nápadný hlasitou melodickou vokalizací, většinou se ozývá brzy ráno.

Vokální vzor u dospělého samce tvoří dvě odlišné části – staccato poznámky a multimodulační fráze (obr. 5). Staccato poznámky vždy předcházejí multimodulační frázi a lze je charakterizovat jako velmi jemné, skoro neslyšitelné hlasové struktury v nepravidelných sériích. Zdá se, že pároví samci produkují větší počet

staccato poznámek, které by mohli využívat pro lepší koordinaci v rámci duetu. Naopak multimodulační fráze je velice hlasitou a dominantní strukturou, jak v duetu, tak v sólovém zpěvu samců. Tato fráze je rozdělena do tří částí dosahujících maximální frekvenci 5 kHz.

Z multimodulační fráze je akusticky nejnápadnější její druhá část, charakteristická extrémně rychlou změnou frekvenční modulace, také nazývaná jako roulade nebo roll, připomínající trylky u ptáků. Odlišuje gibbona zlatolícího od ostatních druhů rodu *Nomascus*. Studie naznačují, že se u dospělých samců objevují dvě a více těchto rychlých frekvenčních modulací, zatímco výskyt nižšího počtu je připisován nedospělým samcům. Poněkud jednodušší vzor uslyšíme od samic (obr. 6).





Samičí vzor (nazývaný great call) se skládá ze slabik a koncové části s názvem twitter. Slabiky, které jsou přítomny na začátku vokálního vzoru, mají frekvenční rozsah do 2 kHz a označují se jako oo poznámky. Dále tyto slabiky přecházejí na bark poznámky, které tvoří větší část samičího vzoru a mají frekvenční rozsah vyšší než 2 kHz (mohou dosahovat necelých 4 kHz). Následně přecházejí na strukturu twitter, charakteristickou rychlým střídáním modulací se snižující se frekvencí.

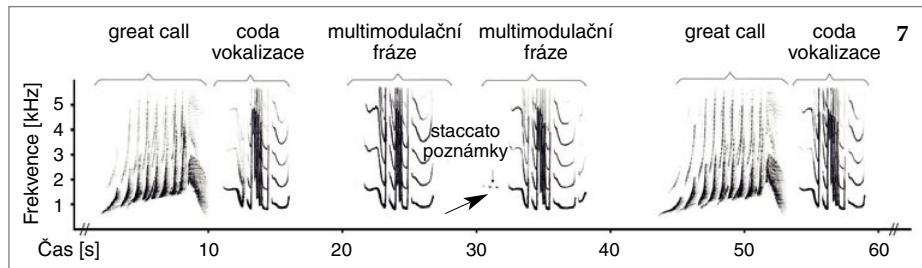
U gibbonů zlatolících, stejně jako u ostatních zástupců rodu *Nomascus*, je zvláštností, že během duetu mezi samcem a samicí nedochází k překrývání jejich vokálních vzorů (obr. 7), jak je to patrné např. u siamangů (*Symphalangus syndactylus*). To, že nedojde k překryvu jednotlivých vzorů jejich hlasů, vyžaduje značnou koordinaci mezi samcem a samicí. Projevuje se tak, že když začne dospělá samice vydávat svůj vzor, v tu chvíli samec přestane zpívat. Jakmile samice dokončí svou část, samec jí odpoví multimodulační frází, která se nazývá coda. Coda je strukturou podobná multimodulační frázi, ale vždy bez staccatových poznámek a bezprostředně po samičím vzoru vokalizace. Následně samec vydává několik samičích vzorů až do doby, kdy samice začne opět produkovat svůj vzor vokalizace a celý proces koordinace jednotlivých vzorů se opakuje. Takový duet může trvat až 30 minut.

Ontogenetický vývoj hlasových projevů

Jak je patrné z výše uvedeného, vědecké bádání v minulých letech poměrně detailně zdokumentovalo jednotlivé vokální vzory a koordinaci během duetu u gibbonů zlatolících. Avšak ontogenetický vývoj vokalizace během dospívání zůstával překvapivě přehlížen. Díky možnosti studovat tento vývoj u nedospělých samců gibbonů zlatolících v rámci Unie českých a slovenských zoologických zahrad jsme mohli jako první popsat tento proces. Vzhledem k dlouhému časovému období a složitému procesu vokálního vývoje jsme výzkum rozdělili na dvě části.

● První období – do 5. roku věku samců

V naší první studii (Hradec a kol. 2017) jsme zjistili, že nedospělí samci na začátku vývoje hlasových projevů produkují jen samičí vokalizaci (female-like great call) ve společných interakcích s matkou (obr. 8 a 9). Tyto hlasové interakce jsou



u lidoopů unikátní a jsou popisovány jako letmé kopírovací akty, které se odehrávají pouze v akustické struktuře hlasových projevů matek (great call). Při tomto procesu se potomci snaží synchronizovat s vokálním vzorem matky. Z našich poznatků vyplývá, že samičí způsob vokalizace u nedospělých samců není abnormálním projevem chování, jak se někteří vědci v minulosti domnívali, ale je nedílnou součástí jejich ontogeneze. Za celé sledované období (ve stáří od dvou až tří do pěti let) se struktura samičí vokalizace u nedospělých samců nepřibližovala k podobnosti se strukturou hlasu dospělé samice (matky). Nedospělí samci vydávali menší počet slabik s nižšími akustickými charakteristikami (frekvencí na začátku a na konci projevů) a twitter byl pravidelně zařazován do vokalizace až po čtvrtém roce věku.

● Druhé období – po 5. roce věku samců

S ohledem na výsledky prvního období jsme si kladli otázku, jak nedospělí samci získají samičí vzor vokalizace, když stále produkují jen samičí vokalizaci v interakci s matkou. V naší další studii jsme ale zjistili, že u nedospělých samců mezi 5. a 7. rokem věku se nachází unikátní období přechodu (tranzice, obr. 10), kdy nedospělí samci používají jak samičí, tak samičí hlasový vzor (Hradec a kol. 2021). Během tranzice byla samičí struktura stále používána v interakci s matkou, avšak v porovnání s prvním obdobím docházelo k jejímu omezování. Zároveň se začal vyvíjet samičí vokální vzor, který byl u nedospělých samců vydáván jen jako sólový zpěv po duetu rodičů. Abychom lépe pochopili vývoj samičího hlasového vzoru, rozdělili jsme jeho nejdominantnější část, což je multimodulační fráze, do tří typů podle počtu frekvenčních modulací v její druhé části (obr. 11). U prvního typu nebyla přítomna žádná frekvenční modulace (obr. 11a) a druhý typ byl charakteristický jednou frekvenční modulací (obr. 11b). U třetího

5 Vokální vzor samce gibbona zlatolícího, který se skládá ze staccato poznámek a multimodulační fráze. Obdélník z přerušované červené linky znázorňuje druhou část multimodulační fráze s frekvenčními modulacemi.

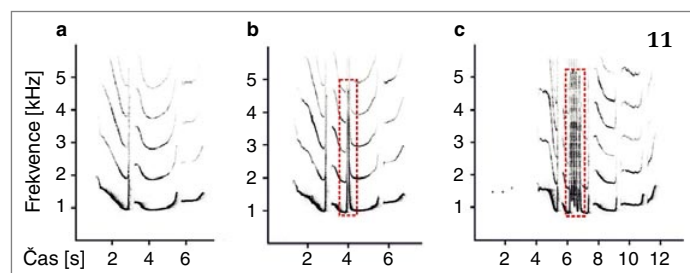
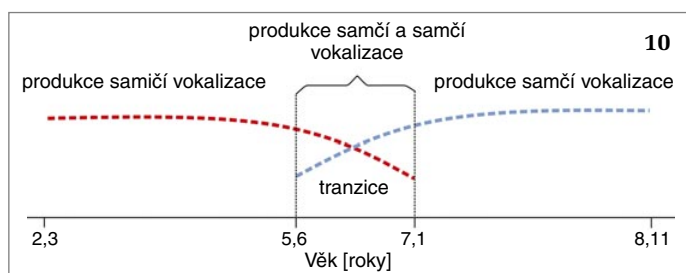
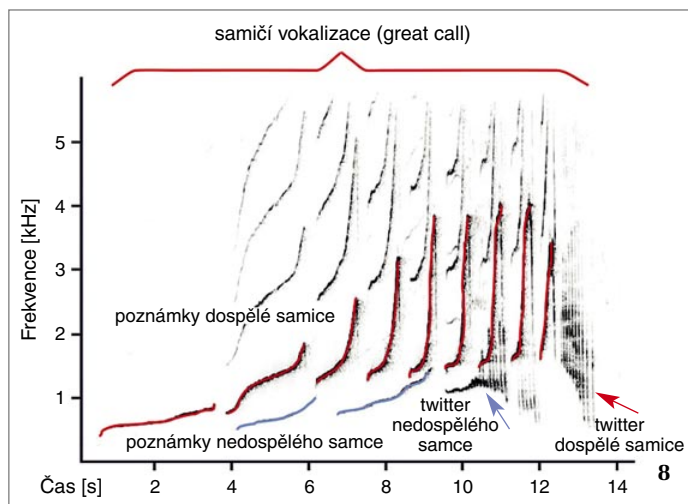
6 Vzor hlasových projevů samice, složený z oo a bark poznámek a koncové části s názvem twitter. Blíže v textu

7 Úryvek z duetu samce a samice, který je charakteristický nepřekrýváním, ale střídáním jednotlivých hlasových vzorů. Samice produkuje samičí vzor (great call) a po jeho skončení samec vydává vokalizaci nazvanou coda. Následně samec produkuje několik samičích vzorů (staccato poznámky a multimodulační fráze) až do doby, kdy samice opět začíná vokalizovat.

8 a 9 Interakce mezi matkou a synem (obr. 9) a jejich hlasová komunikace (8). Ve vokálním vzoru samice jsou znázorněny její slabiky (červeně) a twitter (červená šipka) a také slabiky syna (modře) a jeho twitter (modrá šipka, 8). Foto M. Kořínek (obr. 9)

10 Vývojová trajektorie vokalizace u samců. Nedospělí samci do pátého roku věku používají při komunikaci s matkou samičí vokalizaci. Poté mezi 5. a 7. rokem věku procházejí obdobím přechodu (tranzice), kdy vydávají samičí i samičí zvuky. V tomto období se používání samičí vokalizace snižuje a zároveň se vyvíjí samičí vzor, vydáváný jako sólový zpěv. Po 7. roce věku samci mají již jen samičí vzor vokalizace.

11 Vývoj multimodulační fráze. Bez přítomnosti frekvenční modulace (a), s přítomností jedné modulace (b) a s přítomností dvou a více frekvenčních modulací (c). Všechny orig. M. Hradec



typu, který byl dospělým vzorem multimodulační fráze, byly přítomny dvě a více frekvenčních modulací (obr. 11c). Multimodulační fráze se vyvíjela postupně s vyšším věkem od jednodušší ke složitější formě. Zatímco vývoj staccato poznámek probíhal skokově. Samci po 7. roce věku se ozývali už pouze samčími hlasy.

Co jsme se dozvěděli o vývoji hlasů u samců gibona zlatolícího?

Naše studie popsaly kompletní vývoj samčího vzoru vokalizace. Jde o první takové zjištění u samců gibbonů napříč celou čeleď. Vyšlo najevo, že vývoj vokálního vzoru u samců gibona zlatolícího není přímočarý proces. V porovnání s dostupnými vědeckými zdroji vyplývá, že se významně liší od vývoje hlasových projevů u dosud studovaných primátů. Tyto rozdíly lze shrnout do dvou hlavních bodů. Za prvé, nedospělí samci během svého ontogenetického vývoje využívají samčí vokalizaci pouze v interakci s matkou, a to až do stáří 7 let. Za druhé, mezi 5. a 7. rokem věku nedospělí samci produkují jak samčí, tak samčí typ vokalizace. V tomto období samčí vokalizace ustupuje, zatímco samčí se postupně vyvíjí. S ohledem na naše výsledky se nabízí otázka, proč samci podstupují tak zdoluhavý a nepřímý vývoj hlasu? Pokusil jsem se nastínit možné vysvětlení tohoto chování. Jak jsem uvedl na začátku, gibboni žijí většinou v monogamním sociálním systému a jde o silně teritoriální primáty, kteří obývají koruny stromů s hustou vegetací. Tento život v korunách stromů klade větší důraz na sluchovou komunikaci než na zrakovou. Pravděpodobně z těchto důvodů rozvoj vokalizace u samců není zatížen okamžitým vývojem samčího vzoru, ale začíná produkcí samčích zvuků při komunikaci s matkou. Navíc nepřímý vývoj zohledňuje i sociální systém a teritoriální chování gibbonů. Zdá se, že pravidelná samčí vokalizace u ne-

dospělých samců by mohla nastartovat samotný proces rozvoje vokalizace a plnit i funkci soudržnosti s rodinou, protože nedospělý samec se připojuje k samčímu vzoru matky, který vzniká výhradně jako součást duetu s dospělým samcem. Zároveň u dospívajících samců by mohlo toto chování usnadnit rozvoj a postupné tvarování hlasového aparátu díky pravidelnému „tréninku“, který umožňuje stabilní vzor hlasu dospělé samice. Další význam může spočívat ve zvýšení hlasitosti rodiny při obhajobě území, což by naplňovalo teritoriální funkci. Popsané vokální chování by také mohlo následně ulehčit rozvoj samčího vzoru vokalizace po 5. roce věku, kdy hlasový aparát prochází morfologickou a fyziologickou změnou díky pohlavnímu dospívání. Není také vyloučeno, že samci starší pěti let (po dosažení pohlavního dospívání) nadále vydávají samčí vokalizaci v interakci s matkou, aby si udrželi co nejdéle sociální soudržnost s rodinou a snižovali agresivní chování ze strany otce, které se stupňuje s jejich postupným rozvojem samčího vzoru hlasového projevu do dospělé podoby.

Dalším neočekávaným zjištěním našeho výzkumu bylo, že mladí samci dokážou po určitou dobu vývoje vydávat oba typy pohlavně specifických vzorů vokalizace. Tento ojedinělý proces vokálního rozvoje naznačuje, že během samčí ontogeneze nejsou hranice oddělující zvukové repertoáry samců a samic tak striktně odděleny, jak by se dalo očekávat od vrozené struktury u gibbonů. Výzvou pro budoucí studie bude objasnit, jak se během vokálního vývoje, a zvláště v období tranzice, mění hladina hormonů se změnou hlasového aparátu.

Jak dokládají představené výsledky, vývoj samčího hlasového repertoáru byl založen na postupném získávání samčího vzoru. Jako zajímavé se ukázalo i zjištění, že vývoj staccato poznámek a multimodu-

lačních frází neprobíhal současně a jejich výskyt nebyl vzájemně závislý, přestože obě vokální struktury jsou součástí vzoru u dospělých samců. Nejprve se vyvinula multimodulační fráze a až později se objevily staccato poznámky. To může poukazovat na rozdílný význam jednotlivých částí samčího vzoru.

Současně potvrzuje, jak klíčový je výzkum v zoologických zahradách, který umožňuje studovat chování zvířat, čehož by bylo ve volné přírodě jen těžko dosaženo. I přesto, že naše výsledky jsou spíše na bázi základního výzkumu, mohou se také promítnout do chovu gibbonů, většinou vážně ohrožených primátů. Pro jejich zdárný chov naplňující prvky welfare je důležitá znalost, v jakém věku lze oddělit samčí potomky z rodinné skupiny, aniž by docházelo k sociální deprivaci separovaného jedince. U gibbonů zlatolících zatím tyto údaje nemáme. Na základě popsaných výsledků lze předpokládat, že oddělení samčího potomka z rodinné skupiny by připadalo v úvahu nejdříve ve stáří okolo 7 let, kdy již nedospělí samci nejsou vokálně vázáni k matce a zároveň mají vyvinutý (nebo vyvíjející se) samčí hlasový vzor. Tento předpoklad je založen čistě na biologických datech vokálního vývoje a také v některých případech koresponduje s praktickými zkušenostmi z chovu v zoologických zahradách. Rád bych proto na tomto místě poděkoval kolegům, kteří se na daných výzkumech podíleli, a Unii českých a slovenských zoologických zahrad za možnost sběru dat.

Detailnější informace z našeho výzkumu najdete v mezinárodních vědeckých časopisech Plos One a Scientific Reports (Hradec a kol. 2017, resp. 2021).

Použitou literaturu a odkazy na záznamy hlasových projevů gibona zlatolícího najdete na webových stránkách Živý.