

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Studijní program: Biologie**  
**Obor: Biologie**



**Markéta Rejlová**

**Referenční vokalizace primátů**  
**Referential vocalization of primates**

**Bakalářská práce**

**Školitelka: PhDr. RNDr. Tereza Nekovářová, Ph.D.**

**Praha, 2013**

## **Abstrakt**

Některé typy vokalizace nekódují pouze jednotlivé vlastnosti vokalizujícího jedince jako je druh, velikost a jeho motivační stav, ale informují také o událostech a objektech v okolí. Tato vokalizace se nazývá „funkčně referenční“. Referenční komunikace se akusticky odlišuje od ostatních druhů vokalizace a je produkována pouze v reakci na specifické podněty. Recipient reaguje na vokalizací zprostředkovanou informaci stejným způsobem, jako by byl podnětu přítomen.

Tato práce si klade za cíl shrnout dosavadní poznatky týkající se referenční komunikace primátů, především potravního a antipredačního typu, včetně neurologických mechanismů, gestikulace zprostředkující referenční signalizaci a mezidruhového srovnání.

**Klíčová slova:** referenční komunikace, vokalizace, primáti, antipredační chování, potravní chování

## **Abstract**

Some types of vocalization encode only the individual properties of vocalization individuals such as species, size, and its motivational state, but also inform about events and objects around. This vocalization is called "functional reference." Referential communication acoustically different from other kinds of vocalization, and is produced only in response to specific stimulus. Recipient responds to vocalizations indirect information in the same manner as if the present initiative.

Aim of this work to summarize the current knowledge on the referential communication of primates, especially food and anti-predator type, including neurological mechanisms, gestures intermediate, referential signal and interspecies comparisons.

**Keywords:** referential communication, vocalization, primates, anti-predator behavior, feeding behavior

Chtěla bych poděkovat své školitelce PhDr. RNDr. Tereze Nekovářové, Ph.D. za cenné rady, věcné připomínky a vstřícnost při konzultacích a vypracování bakalářské práce. A v neposlední řadě velmi děkuji své rodině, že mi byla oporou v průběhu celého studia.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 22. 08. 2013

Podpis

# Obsah

Úvod	5
1. Lidská řeč versus vokalizace primátů	6
2. Evoluce lidské řeči	7
3. Sociální učení vokalizace	9
4. Gestikulace jako možné referenční chování	11
5. Neurobiologie vokalizace	13
6. Definice referenční komunikace	14
7. Referenční vokalizace jako antipredační chování	15
7.1 Přehled studií u jednotlivých druhů vyšších primátů	15
7.1.1. Ploskonosí ( <i>Platyrrhini</i> )	15
7.1.1.1. Tamarín pinčí ( <i>Saguinus oedipus</i> )	15
7.1.1.2. Vřešťan pláštikový ( <i>Alouatta palliata</i> )	16
7.1.1.3. Titi zrzavý ( <i>Callicebus nigrifrons</i> )	16
7.1.2. Úzkonosí ( <i>Catarrhini</i> )	16
7.1.2.1. Kočkodan zelený ( <i>Chlorocebus aethiops</i> )	16
7.1.2.2. Kočkodan diadémový ( <i>Cercopithecus mitis stuhlmanni</i> )	17
7.1.2.3. Kočkodan Dianin ( <i>Cercopithecus diana</i> )	18
7.1.2.4. Kočkodan Campbelův ( <i>Cercopithecus campbelli</i> )	19
7.1.2.5. Gueréza pláštiková ( <i>Colobus guereza</i> )	20
7.1.2.6. Hulman ebenový ( <i>Presbytis thomasi</i> )	20
7.1.2.7. Giboni ( <i>Hylobatidae</i> )	21
7.1.2.8. Šimpanz učenlivý ( <i>Pan troglodytes</i> )	23
8. Referenční vokalizace asociovaná s potravou	23
8.1. Přehled studií u jednotlivých druhů vyšších primátů	24
8.1.1. Ploskonosí ( <i>Platyrrhini</i> )	24
8.1.1.1. Chápan středoamerický ( <i>Ateles geoffroyi</i> )	24
8.1.1.2. Kosman běločelý ( <i>Callithrix geoffroyi</i> )	24
8.1.1.3. Tamarín bělohubý ( <i>Saguinus labiatus</i> )	25
8.1.1.4. Malpa hnědá ( <i>Cebus apella</i> )	26
8.1.1.5. Malpa kapucínská ( <i>Cebus capucinus</i> )	27
8.1.2. Úzkonosí ( <i>Catarrhini</i> )	28
8.1.2.1. Makak rhesus ( <i>Macaca mulatta</i> )	28
8.1.2.2. Šimpanz učenlivý ( <i>Pan troglodytes</i> )	29
8.1.2.3. Šimpanz bonobo ( <i>Pan paniscus</i> )	31
9. Referenční komunikace u jiných živočišných druhů	33
10. Závěr	35
11. Seznam literatury	36

# Úvod

Mezi primáty existují různé způsoby komunikace. Komunikace může být vokální i neverbální, ale může být také olfaktorická (vůně, pachy), zraková (mimika, postoje) nebo taktilní (doteky). Tato komunikace předává informace o druhu, velikosti a emocionálním stavu volajícího.

Některé typy vokalizace nekódují pouze vlastnosti vokalizujícího jedince, ale mohou sdělovat řadu informací o událostech či objektech v prostředí- například o predátorovi nebo nalezené potravě. Tato schopnost sdělování informací může být pro přežití, zvláště u sociálně žijících druhů, klíčová.

Referenční komunikace se odlišuje od ostatních typů vokalizace (ale i mezi jednotlivými elementy referenční komunikace) výškou frekvence, intenzitou, barvou, počtem sekvencí a jejich složením, atd. Z referenční vokalizace můžou ostatní členové skupiny získat informace o typu predátora a jeho vzdálenosti, nebo u referenční vokalizace vyvolané nálezem potravy mohou zjistit kvalitu, množství a dělitelnost potravy. Pokud je informace přijata recipienty, reagují na ni specifickým adaptivním chováním- útekem před predátorem nebo naopak přiblížením ke zdroji potravy.

Prostřednictvím této práce bych chtěla shrnout současné znalosti o referenční komunikaci v antipredačním a potravním chování primátů. Zaměřím se zde na konkrétní experimenty provedené na jednotlivých druzích primátů. Dále bych ráda uvedla dosavadní poznatky o fylogenezi lidské řeči a odlišnostech mezi lidskou řečí a vokalizací primátů. Zmínila bych se o neurologických mechanismech podílejících se na vokalizaci a uvedu gestikulaci jako další možnou referenční komunikaci.

# 1. Lidská řeč versus vokalizace primátů

Lidská řeč se od komunikace zvířat liší možností tvořit nekonečné množství smysluplných výrazů. Je vědomá a kontrolovaná a je komplexním procesem koordinovaných pohybů rtů, jazyka, jazylky a čelistí (Fitch a kol., 2004). Původní Liebermanova teorie o vzniku řeči vycházela z hypotézy o adaptaci hrtanu a hlasivek, které umožnily rozsáhlou hlasovou komunikaci, tedy evoluci řeči a vznik mluveného slova (Lieberman, 1984).

Podstatou řeči je periodický pohyb čelistí doprovázený zvukem produkujícím hlasovým ústrojím. Rytmus řeči obvykle vykazuje 3-8 Hz a tento rytmus, který využívá i mozek ve stejném frekvenčním rozsahu je rozhodující pro vnímání řeči (MacNeilage, 2008). Dosavadní teorie zastávají názor, že tento rytmus je důsledkem pravidelně opakovaných pohybů mimických svalů někdejších primátů (Arbib, 2005). Předcházející studie totiž potvrdily, že řeč vyžaduje větší funkční koordinaci jednotlivých částí hlasového ústrojí než klasické žvýkací pohyby (Fitch, 2000).

Fitch a jeho spolupracovníci otestovali hypotézu, zda rytmická struktura lidské řeči byla vyvinuta z rytmického projevu obličeje předka primátů. Použili metodu kineradiografie, (plynulý filmový záznam rentgenových snímků), aby snímali vnitřní pohyby vokálního ústrojí makaků při rytmickém „plácání“ rty ("lip smacking"), které bylo pozorováno při mazlení samice s mládětem nebo při příjmu potravy. Toto „plácání“ rty je charakterizováno jako pravidelné cykly vertikálního pohybu čelistí, při kterých se rty dotýkají druhého jedince. Přestože „plácání rty“ vydává jen tichý zvuk podobný hlásce „p-p-p-p“, nepodílí se pohyb na fonaci vydávané hlasivkami (Ghanzanfar a kol., 2012).

Toto chování („lip smacking“) primátů se během komunikace projevilo na rentgenových snímcích nikoliv jako jednoduchý pohyb čelistí náhodně vydávajících zvuk, ale jako souhrnné chování, ve kterém vzájemně spolupracují rty, jazyk a svaly upínající se na jazylku. Navíc byl pohyb během „lip smackingu“ mnohem rychlejší, až v 5 cyklech/s, než pohyb zaznamenaný při žvýkání, kde se tato série pohybů zopakovala jen ve 2,5 cyklech/s (Ghanzafar a kol., 2012). Tato pozorování potvrzují starší hypotézu MacNeilage, který se domnívá, že lidská řeč nekoření pouze v primitivní vokalizaci primátů, ale v obličejové mimice užívané při komunikaci mezi jedinci nonhumánních primátů (Mac Neilage, 2008).

Důležitým zjištěním je fakt, že při koordinaci „lip smackingu“ není spojena jazylka se rty a jazykem, stejně jako u lidské řeči. To svědčí o možné podobnosti obou fenoménů,

v kontrastu se žvýkáním, kde jsou u obou studovaných druhů (člověk a makak) všechny tři struktury propojeny. Měřením jejich pozic a vzdáleností v ústní dutině při žvýkání a při „lip smackingu“ byly údajně v souladu s tím, co je vidět na žvýkání a řeči u člověka: větší (rozsáhlejší) pohyb jazyka, čelistí a jazylky při žvýkání než během řeči. Předchozí kineradiografické studie prokázaly masivní součinnost čelistí, jazyka a jazylky v průběhu žvýkání u lidí, opic i jiných zvířat. Naproti tomu během lidské řeči je slabší cyklické propojení jazylky, čelistí a jazyka (Hiemae a kol., 2002).

## 2. Evoluce lidské řeči

Řeč a jazyk nejsou synonyma. Jazyk je systémem znaků, zatímco řeč tyto znaky realizuje a je tedy důležitá jako výchozí signál (Fitch, 2005).

Výhodou pro studium řeči je, že mnoho jejích aspektů, které jsou společné lidem a zvířatům (jako je akustika, fyziologie a neurální mechanismy), je přístupných empirickému zkoumání. Nejméně dvě změny ve vývoji řeči byly nezbytné pro schopnost produkovat slova: modifikace morfologie vokálního traktu a schopnost vokální nápodoby (Fitch, 2000).

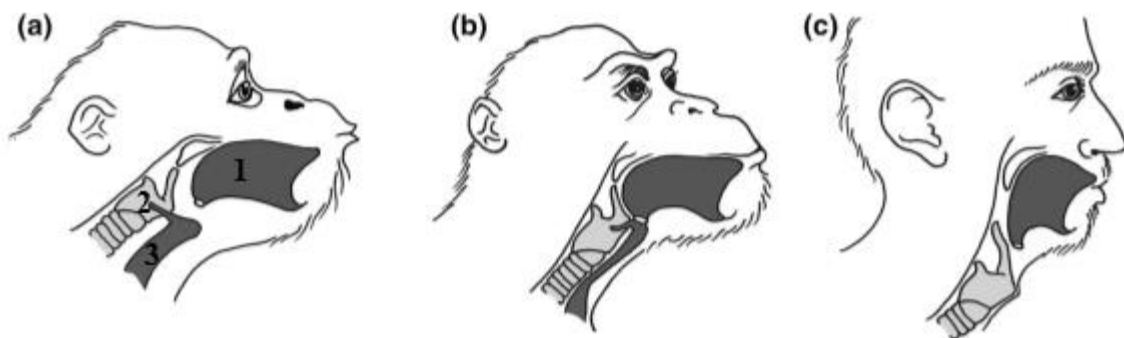
Fosilní údaje o těchto změnách se ukázaly nepřilíš průkazné a zaměřením na ně odvedlo pozornost od odpovědí, které mohou poskytnout studie recentních primátů. Zejména údaje ze studií primátů nám umožňují odvodit funkci vokalizace u raných hominidů. Zatímco údaje od vzdálenějších příbuzných druhů s vyvinutou vokální imitací (kytovci, tuleni a ptáci) nám umožňují formovat hypotézy o funkci a vokálním učení (Fitch, 2000).

Vývoj řeči vyžaduje dostatečně složitou vokalizaci, aby fungovala jako jazykový prostředek. To s sebou přináší nezbytnost široké fonetické škály, vjemovou specializaci a schopnost vokálního učení (Ghanzanfar a Hauser, 1999).

Akustický základ lidské řeči je velmi podobný u lidí a dalších savců: vydechovaný vzduch z plic pohání oscilaci hlasivek. Generovaná akustická energie poté prochází vokálním traktem (hltan, ústní a nosní dutina), kde je filtrována přes nozdry a rty. Tento filtrační proces hraje zásadní roli ve formování řeči. Hlavní součástí filtrování jsou formanty (pásmové filtry), které mění produkovaný zvuk a umožňují některým frekvencím projít bez překážek, jiné blokují a tak tvoří sérii vrcholu a údolí. Formant je také označení pro tón tvořící akustický základ hlásky. Ty jsou stanoveny na základě délky a tvaru vokálního traktu a při projevu jsou rychle obměňovány pohybujícími se částmi - jazykem, rty, měkkým patrem, atd. Klíčovým poznatkem je nezávislost formant na výšce tónu, ta je totiž závislá na míře vibrace hlasivek a

formanty naopak na vokálním traktu. Všichni savci, kteří byli studováni, produkují zvuk podobným způsobem, využitím hrtanu a vokálního traktu s formanty (Fitch, 2000).

Rozdíl mezi člověkem a ostatními savci se týká struktury lidského hlasového ústrojí. Lidský hrtan leží v krku mnohem níž než u opic (viz obrázek 1). U většiny savců je hrtan umístěn dostatečně vysoko, aby byl spojen s nosními dírkami, a tak bylo umožněno simultánní dýchání a polykání (Fitch, 2000; cit. dle Negus, 1949). K sestupu hrtanu u lidí dochází během ontogeneze i fylogeneze člověka. Změna polohy hrtanu umožňuje tvořit širší množství formant než u ostatních savců (Lieberman, 1969) a značně rozšiřuje náš fonetický repertoár i díky vertikálním a horizontálním pohybům jazyka. Sestup hrtanu tedy znamenal klíčovou inovaci ve vývoji řeči.



*Obr. 1 Srovnání anatomie vokálního traktu a) orangutana; b) šimpanze; c) člověka; s označením orgánů podílejících se na vokalizaci: 1) jazyk; 2) hrtan; 3) vzdušné vaky (převzato z Fitch, 2000)*

Stejně nápadná je absence vzdušných vaků u lidí, které lidoopi a další primáti mají. Měkké vzdušné vaky se nafukují a rozšiřují tak kůži na krku a hrudník. Je téměř jisté, že mají určitou vokální funkci, ale dokonce hrají roli v hlasitých voláních, zatímco v nenápadných a tichých nedominují (Fitch, 2000; cit. dle Gautier, 1971).

Tato zjištění naznačují, že někdy před 6 mil lety po divergenci šimpanzů a lidí proběhly zásadní změny ve vokální anatomii hominidů, včetně ztráty vaků a sestupu hrtanu spolu se získáním schopnosti vytvářet nové zvuky (Fitch, 2000).

Lieberman navrhl, že mírné sestoupení hrtanu je adaptace pro dýchání ústy při extrémní fyzické zátěži (Lieberman, 1984). Nicméně mnoho savců během stresu dýchá ústy či lapá po dechu, aniž by měli hrtan níže v krku. DuBrul se domníval, že snížení hrtanu nebylo adaptivní, ale že to byl vedlejší účinek vzpřímení (Fitch, 2000; cit. dle DuBrul, 1976). Jiné vzpřímené organismy včetně stromových druhů, jako jsou giboni a orangutani, nebo bipední



druhy (klokan, ptáci) však nevykazují snížení hrtanu. Přitom toto snížení vede k náchylnosti k udušení a tato neadaptivní vlastnost nebyla nikdy „opravena“ (Fitch, 2000).

Další hypotéza je založena na skutečnosti, že formanty korelují s velikostí těla. Jedním z důsledků snížení hrtanu je protáhnutí vokálního traktu a následně tak vede ke snížení frekvence formant. Zvíře se sníženým hrtanem kopíruje vokalizaci většího zvířete, které tuto funkci postrádá a budí tak dojem o velikosti. Podlé této hypotézy laryngální snížení nemělo nic společného s řečí, ale mělo v signalizaci nadhodnocovat velikost (Ohala, 1984).

### 3. Sociální učení vokalizace

Paradoxem je, že někteří kytovci, pěvci a netopýři jsou svým učením vokálních dovedností lidem podobní víc, než kterýkoliv z primátů (Janik, 1997).

Primáti mohou mít kontrolu nad svým základním repertoárem volání, který se zdá být velmi druhově specifický a zároveň geneticky podmíněný. Výzkum Lemassona a kol. (2011a) popsal volání s velkými frekvenčními modulacemi (změny frekvencí vysílaných kmitů) a s velkým významem během sociálních interakcí jako akusticky pružnější a méně geneticky determinované (Lemasson a kol., 2011a). Další Lemassonovy studie provedené na kočkodanech Campbellových (*Cercopithecus campbelli campbelli*), podporují hypotézu o souvislosti mezi sociální vazbou a akusticky podobným voláním, kdy jedinci skupin s velkou sociální afinitou produkovali podobná volání (Lemasson a kol., 2011b). Byly stanoveny tři hypotézy k vysvětlení tohoto jevu, které se navzájem vylučují. Za první, jednotlivci byli vystaveni stejnému zážitku, na který reagovali stejným emočním vyladěním a také tvorbou podobného zvuku. Za druhé, je možné, že jedinci produkující podobné volání se navzájem přitahují. Podobně tak jednotlivci žijící pospolu mohou mít podobně velké tělo a tak v důsledku i stejnou morfologii vokálního traktu a strukturu volání. Třetí hypotézou je konvergence akustické struktury volání sociálně sdružených jedinců a jejich „žáků“ jako je tomu u pěvců, kytovců nebo netopýřů. U těchto druhů může taková vokalizace sloužit jako sociální znak, identifikátor (ukazatel) označující členy této skupiny (Showdon a kol., 1997).

První dvě hypotézy mohou být vyloučeny, protože pro ověření první hypotézy byly studie provedeny ve skupině, bez společné historie (Lemasson a kol., 2006) a druhá hypotéza byla vyvrácena pomocí studií, které byly provedeny v zajetí, kdy podobné volání sdíleli jednotlivci různých věkových skupin nebo hierarchie (Lemasson a kol., 2004). Důležité je zmínit, že pokud došlo k odstranění klíčového jedince ze sociální skupiny, nastala změna ve variantách volání (Lemasson a kol., 2004).

Studie Lemassona a jeho kolegů, provedené na kočkodanech Campbellových (*Cercopithecus campbelli*) dokázaly, že nepatrné akustické variace volání primátů lze vysvětlit sociální příslušností, ne však genetickou příbuzností. Toto důležité zjištění naznačuje, že se primáti mohou naučit změnit akustickou morfologii některých svých volání (Lemasson a kol. 2011b).

### **Sociální učení komunikačních signálů u orangutanů a šimpanzů**

Získání jazykových schopností od zkušenějších sociálních partnerů je základním aspektem lidské řeči. Přestože bylo vokální učení pozorováno u některých ptačích druhů, existuje jen málo důkazů, že primáti, včetně šimpanzů, se učí svou vokalizaci od sociálních partnerů (Janik, 1997). Údaje o produkci vokalizace naznačují, že jsou to relativně stálé formy a taktéž použití je v podobných situacích (Seyfarth a Cheney, 2010).

Nicméně nedávné studie ukázaly, že orangutan bornejský (*Pongo pygmaeus*) a orangutan sumaterský (*Pongo abelii*), kteří byli chováni v zajetí, produkovali výstřední vokální signály, které měly upoutat pozornost lidského experimentátora (Hopkins a kol., 2007). Tyto zvuky nebyly z neznámých důvodů zaznamenány u dalších opic chovaných v zajetí, přestože vyrůstaly ve srovnatelném fyzickém prostředí.

Ve studii Taglialatela a jeho spolupracovníků byl testován přenos vokalizace mezi matkou a potomky. Pokud je možné naučit se jednotlivé rozdíly v produkci těchto zvuků, pak by je mládě mělo produkovat podle své biologické matky. A pokud je tomu tak, měl by se objevit rozdíl v této vokalizaci u potomků v přítomnosti biologické matky v porovnání s potomky oddělenými po narození.

Byl proveden experiment, kdy každý jedinec dostal kuličku hroznu od experimentátora, který poté odešel. Jedinec mohl volat, aby upoutal pozornost experimentátora a zkusit tak získat další odměnu, nebo tyto zvuky nevydával. Bylo zjištěno, že zvuky jsou přenosné mezi matkou a potomky. Šimpanzi, kteří byli vychováni svou biologickou matkou, nejen vokalizaci k upoutání pozornosti produkovali, ale zároveň často vytvářeli velmi podobnou vokalizaci, jakou produkovala jejich vlastní matka, zatímco šimpanzi odchováni bez biologické matky tuto vokalizaci produkovali o poznání méně (Taglialatela a kol., 2012).

Podle stávající literatury se zdá, že v sociálním učení primátů dominuje genetická determinace. Přesto bylo v několika experimentech doloženo sociální učení vokalizace primátů napodobováním jejich matky a příbuzných členů.

## 4. Gestikulace jako možné referenční chování

Komunikace skrze gestikulaci má u opic a lidoopů větší flexibilitu než vokalizace. Nicméně i pohybový repertoár jakékoliv skupiny primátů je malý ve srovnání se slovní zásobou člověka (Arbib, 2008). K osvojení gest může dojít během ontogeneze sociálním učením, ale některá komunikační chování jako „tlukot na hrud“ pozorované u goril je zřejmě geneticky určené (Redshaw a Locke, 1976).

Gestikulace opic ukázala, že 1) komunikační gesta jsou běžná u všech druhů opic; 2) gestikulace je značně variabilní u různých skupin stejného druhu primátů; 3) gesta jsou flexibilně používána v různých kontextech v závislosti na chování recipienta. Takovou flexibilitu lze vysvětlit sociálním učením u primátů (Arbib, 2008).

Gesta můžeme chápat jako diskrétní, mechanicky neúčinné fyzické pohyby těla, které jsou pozorovány během úmyslné komunikace. Tyto pohyby jsou součástí pohybu celého těla, končetin a hlavy, nezahrnují mimiku obličeje nebo statickou polohu těla. Definice úmyslné komunikace je komunikace vědomě zaměřená na konkrétního příjemce s cílem ovlivnit jeho chování konkrétním způsobem (Hobaiter a Byrne, 2011). Otázkou je, nakolik je gestikulace velkých lidoopů úmyslná, propracovaná a flexibilní.

Řada gest byla pozorována u gibbonů a lidoopů, jak v zajetí, tak ve volné přírodě. Podobná gesta jako je „objetí“ byla pozorována u gibona bělorukého (*Hylobates lar*) (Ellefson, 1974). U orangutanů bylo zaznamenáno ve volné přírodě 10 gest a ve skupině v zajetí dokonce až 30. Zatímco u divoce žijících goril není příliš mnoho záznamů o gestikulační komunikaci, v zajetí používají nejméně 30 různých hmatových, zrakových a zejména zvukových gest, která od člověka spontánně přejala (Tomasello, 2003). V určitých populacích nebo skupinách byly doposud pozorovány různé počty a druhy gest. Repertoár gest se může lišit v závislosti na jednotlivci, věku, pohlaví a hierarchickému postavení ve skupině. Tomasello (1997) pozoroval 30 gest ve dvou skupinách šimpanzů, ale v průměru používá každý jedinec 1/3 tohoto repertoáru. Počet gest se zpočátku zvyšuje s věkem, ale v dospělosti opět klesá (Tomasello, 1997).

Existuje jen málo údajů o referenčním použití gest u volně žijících zvířat. V nedávné studii Pika a Mitaniho (2006) bylo popsáno rozšířené použití gesta, které divoce žijící šimpanzi předváděli jako přehnané škrábání vlastního těla. Vědci se domnívají, že se takto šimpanz dožaduje o „péči“ od člena tlupy, protože příjemce tohoto signálu začal gestikulujícího šimpanze okamžitě čistit (Pika a Mitani, 2006).

Ve studii Hobaitera a Byrneho (2011) bylo zaznamenáno 4397 úmyslně použitých gest vypořizovaných v populaci divoce žijících šimpanzů (*Pan troglodytes*) na území Ugandy. Zda bylo gesto použito úmyslně, bylo zjištěno sledováním gestikulujícího. Výzkumníci zaznamenávali, zda gestikulující věnuje před signalizací pozornost cílenému jedinci či skupině a poté čeká na jejich odpověď. Pokud členové jeho skupiny věnovali signalizujícímu jedinci pozornost, zvolil „tiché gesto“ a naopak, když signalista nebyl ostatními zaznamenán, použil kontaktující gesto mnohem výrazněji. Bylo popsáno 66 různých typů gest. Rozdíly v jejich repertoáru byly jak mezi jednotlivci, tak i ve věkových třídách. Největší repertoár gest byl zaznamenán u juvenilních jedinců, poté jeho velikost v závislosti na stáří klesala. Nebylo zjištěno, že by snad určité gesto používal jen jeden jedinec. Všechna gesta byla použita nejméně dvěma jedinci. Takto výstřední gesto, které by bylo použito pouze jedním jedincem, bychom mohli nalézt u šimpanzů chovaných v zajetí, kdy může opice získat nové gesto napodobováním lidského jednání (Hobaiter a Byrne, 2011).

Hopkins a Leavens (2007) provedli studii, aby zjistili výskyt užití a lateralizaci rukou během gestikulace šimpanzů (*Pan troglodytes*) chovaných v zajetí. Experiment probíhal u 115 šimpanzů chovaných v YRPRC (Yerkes Regional Primate Research Centre) v Atlantě. Experimentátor umístil banán na zem, 1 m před klec, mimo dosah sledovaného šimpanze a odešel. Druhý experimentátor, ignorující banán, začal komunikovat s testovaným subjektem. Ten střídavě sledoval banán i experimentátora, vokalizoval a gestikuloval "žebrání o jídlo", kdy je pravá ruka ve vyklenutém tvaru s dlaní mířící nahoru, případně na banán ukazoval prstem. Výsledky této studie ukázaly, že komunikace gestikulací je primárně prováděna pravou rukou, zejména u druhově typických gest. Existují nejméně dvě možná vysvětlení pro toto pozorované upřednostnění pravé ruky. Důkazy o preferenčním použití pravé ruky (zvláště při žebrání o potravu) může naznačovat, že u šimpanzů existuje ve funkci komunikace asymetrie levé hemisféry. Kromě toho může být tato asymetrie specifická pro druhově typická komunikační gesta oproti gestům získaných v důsledku zajetí (tj. žebrání o potravu vs. ukazovací) (Hopkins a Leavens, 2007).

Alternativní vysvětlení lateralizace pravé ruky může být způsobeno emoční valencí způsobenou přítomností potravy, která je pro opice jinak nedosažitelná. Davidson (1992) navrhl, že každá hemisféra zpracovává rozdílně emoce a afektivní stavy. Pravá hemisféra ovládá negativní emoce a levá naopak pozitivní. V případě zmíněné studie vyvolala potrava pozitivní emoční valenci, kterou následovala preference použití pravé ruky. Toto tvrzení bylo částečně prokázáno tím, že použití pravé ruky bylo doprovázeno vokalizací „barks“ nebo vokalizací za účelem upoutání pozornosti, která mají pozitivní citovou valenci. Je zřejmé, že

je zapotřebí dalšího výzkumu, který ukáže, zda mají pozorované výsledky referenční funkci komunikačního signálu. Byla také nalezena souvislost mezi věkem a letarizací. Starší šimpanzi preferovali pravou ruku častěji ve srovnání s mladšími, což by mohlo naznačovat proces vyzrávání (maturace) v projevu laterality (Hopkins a Leavens, 2007).

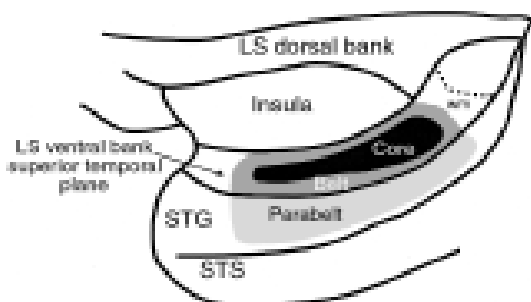
## 5. Neurobiologie vokalizace

Studie lidského mozku ukázaly, že percepce řeči je lateralizována do levého spánkového laloku (Fitch a kol., 1997), přímo v sulcu superioris temporalis (STS) (viz obrázek 1). V této oblasti byla prokázána preference lidského hlasu nad vokalizací zvířete (Belin a kol., 2000). Primáti postrádají výrazný vokální rozsah a množství jazykových schopností člověka. Přesto jsou studie primátů důležité, mohou odhalit, zda byly hlasové oblasti u primátů evolučně konzervované a zda jsou tyto regiony závislé na hlasovém zpracování nonhumánních primátů a dalších vokalizujících zvířat (Hauser a kol., 2002).

Se specializací levé hemisféry ve zpracování řeči je spojeno preferenční vystavování pravého ucha pro identifikaci řeči („speech sounds“) a levého ucha pro zvuky nezpůsobené řečí („non speech sounds“) (Kimura, 1993).

Behaviorální pokusy ukazují, že primáti vykazují podobnou asymetrii ve vnímání vokalizace. Pokusy Hausera (1994) s makaky rhesus naznačují, že levá hemisféra dominuje ve zpracování specifické vokalizace, ale není tomu tak u mláďat makaků. Tyto výsledky podporují hypotézu, že stejně jako lidský mozek, i mozek non-humánních primátů se specializuje na specifickou vokalizaci (Hauser a kol., 1994).

Oblast neokortexu, který reaguje na sluchové podněty, spočívá ve vrchní oblasti spánkového laloku a v gyru superioris temporalis. Tato oblast byla rozdělena do tří částí (viz obrázek 2), kde každá část představuje jinou úroveň kortikálního zpracování: jádro („core“), vlastní okruží („belt“) a („parabelt“) (Kaas a kol., 1999).



Obr. 2 Organizace sluchové kůry (převzato z Kaas a Hackett, 1998)

Neurony v oblasti jádra nejlépe reagují na jednoduché akustické podněty (tóny), zatímco neuronové spoje okruží („belt a parabelt“) reagují na složitější podněty. Tyto údaje byly zjištěny na makacích, ale určité homologické klíčové oblasti sluchové kůry byly nalezeny jak u opic Nového Světa, tak v některých případech sdílené s lidmi (Galaburda a Sanides, 1980).

Některé výzkumy ve zpracování druhově specifické vokalizace, které byly provedeny na kotulech (*Saimiri*), ukázaly, že přehrání nahrávky druhově specifické vokalizace vyvolalo činnost neuronů spánkového laloku (Wollberg a Newman, 1972).

## 6. Definice referenční komunikace

Řada observačních a experimentálních studií prokázala, že některé typy vokalizace nekódují jen jednotlivé atributy jako je druh, velikost a motivační stav vokalizujícího jedince, ale informují i o environmentálních událostech. Tyto signály se souhrnně nazývají „referenční signály“.

Funkčně referenční signály jsou složeny ze dvou fází: produkce a vnímání (Evans, 1997). Ve fázi produkce je produkována funkčně referenční vokalizace, která je akusticky odlišná od ostatních druhů vokalizace a je produkována pouze v reakci na specifické podněty. Ve fázi vnímání přijímá posluchač informaci extrahovanou z referenčního volání a to i přes absenci jakéhokoliv dalšího smyslového vjemu. Recipient poté reaguje způsobem specifickým pro podnět, který volání vyvolalo. Aby daná vokalizace splňovala funkci referenčního signálu, musí splňovat dvě kritéria: správné označení podnětu a reakce recipienta, jako by byl podnětu přítomen (Di Bitetti, 2003).

Tradiční modely komunikace zvířat naznačují, že kódují hlavně motivační informace (Luria, 1982). Tato teorie říká, že změna vnitřního stavu volajícího se projeví postupnou změnou fyzikálních vlastností (výška, barva, intenzita tónů) signálů.

V současné době ale existuje mnoho studií o systémech vokalizace, které mají odlišné vlastnosti, než by odpovídalo teorii „motivační informace“: např. u kočkodana (Altmann, 1967), jsou strukturně různá alarmující volání upozorňující na specifické dravce. Toto volání vyvolá adaptivní odpověď člena skupiny jako recipienta (Seyfarth a kol., 1980a,b). Taková zjištění jsou v souladu s myšlenkou, že volání kódují poměrně konkrétní informace o oznamované události a jsou zjevně neslučitelné s modely spoléhající pouze na změnu motivačního stavu, chápaných alespoň z hlediska všeobecného vzrušení (Evans, 1997).

Někteří vědci ale tvrdí, že by se nemělo pohlížet na komunikaci zvířat jako na sdílení informací, ale jako na pokus o manipulaci chování příjemce signálu (Dawkins a Krebs, 1978). Volající může poskytnout informace k vzájemnému prospěchu obou stran, odesílatele i příjemce, nebo může manipulovat či oklamat příjemce signálu ve svůj prospěch.

## **7. Referenční vokalizace jako antipredační chování**

Primáti produkují akustické signály při detekci dravce, tyto signály se nazývají poplachová (varovná) voláním. Toto volání má varovat ostatní členy skupiny, někdy to může být i signál přímo pro dravce, například s účelem upoutat jeho pozornost či dát predátorovi najevo, že byl spatřen.

Výstražná volání jsou potenciálně bohatá informační média pro předávání informací stejnému druhu. Tyto informace umožní zvířeti rychleji reagovat na predátora a tak zvýšit jeho šance na přežití. V případě zvířat používajících referenční výstražné volání, vyvolá spíše specifické obranné chování, než pouhé upozornění na možné ohrožení (Seyfarth a kol., 1980b).

### **7.1. Přehled studií u jednotlivých druhů vyšších primátů**

#### **7.1.1. Ploskonosí (*Platyrrhini*)**

##### **7.1.1.1. Tamarín pinčí (*Saguinus oedipus*)**

Tamaríni pinčí jsou opice deštných pralesů Nového světa, vyskytující se ve velice omezeném území v Kolumbii. Tvoří menší skupiny 3-9 jedinců. Rodiče a sourozenci různého věku kooperují v péči o mláďata (Vančata, 2002).

Tamaríni odlišným voláním varují před dravými ptáky a pozemními predátory. Hadi, oceloti, tayry a jestřábi (*Gentilis accipiter*) jsou právě těmi predátory, kteří na tamaríny útočí a zvláště jestřábi u nich vyvolávají silné výstražné signály. Tamarín pinčí byl pozorován při playbackovém experimentu. Byla sledována reakce na varovné volání a to, zda je identita jedince zakódována v jeho alarmujícím volání při setkání s jestřábem. Dlouhá kombinovaná volání potvrdila rozeznání predátora a bylo prokazatelně zjištěno, že ostatní jedinci odlišili volajícího jedince podle výstražného volání (Sproul a kol., 2006).

### **7.1.1.2. Vřešť'an pláštíkový (*Alouatta palliata*)**

Vřešť'an pláštíkový je nejrozšířenější ze tří druhů vřešť'anů žijících ve střední Americe. Jako jediný z vřešť'anů žije v početných smíšených skupinách, kde je mezi samci zřetelná hierarchie. Dominantní samci mají přednostní přístup k samicím v říji (Vančata, 2002)

Je méně známo, jak loví predátoři primátů a jak si tito primáti osvojují adaptivní reakci proti predaci. Ricardo Gil-da-Costa a kol. (2003) využili opětovné reintrodukce harpyje (*Harpia harpyja*) na ostrově Barro Colorado, aby studovali, jak vřešť'an pláštíkový (*Alouatta palliata*) získá adaptivní obranu před harpyjí, jako její primární kořist. Harpyje při pronásledování kořisti hlasitě vokalizují. Tato signalizace potenciální hrozby byla použita při playbackovém experimentu, jak v populaci s predací harpyje, tak v populaci, kde harpyje vyhynuly nejméně před 50 lety. Vřešť'ani rychle získali adaptivní odpověď na volání harpyje a výsledky tedy ukázaly, že rychle reagují na nově zavedené dravce a sami je identifikují na základě akustických podnětů. Tato zjištění mají dalekosáhlé důsledky hrající roli v mechanismech vývoje strategické obrany kořisti (Gil-da-Costa a kol., 2003).

### **7.1.1.3. Titi zrzavý (*Callicebus nigrifrons*)**

Titiové žijí v monogamní párové sociální struktuře. Během období, kdy má samice laktaci, přebírá dominantní postavení, které má mimo období laktace spíše samec (Vančata, 2002).

Titi zrzavý (*Callicebus nigrifrons*) produkuje akusticky odlišnou vokalizaci v reakci na několik druhů predátorů. Ve srovnání s ostatními primáty jsou pozoruhodně tiché a strukturně jednoduché, což by obecně mělo vést k predátorovi nespécifické výstraže. Cäsar a spolupracovníci zkoumali reakci po přehrání výstrahy před sokolovitými, ocelotem a tayrou. Opice reagovaly pouze dvěma typy výstražného volání: na pozemního a létajícího predátora, kdy vokální odezva na pozemního predátora může trvat až jednu hodinu. Pohyb očí recipienta souvisel se směrem předpokládaného výskytu predátora. Ostatní příklady pohybů byly méně časté, ale také v očekávaném směru predátora (Cäsar a kol., 2012)

## **7.1.2. Úzkonosí (*Catarrhini*)**

### **7.1.2.1. Kočkodan zelený (*Chlorocebus aethiops*)**

Kočkodan zelený žije na území subsaharské Afriky. Žijí pozemním i stromovým životem, obvykle ve větších tlupách s přísnou hierarchií sameců i samic (Vančata, 2003).



Terénní data Seyfartha a kol., z výzkumu volně žijících kočkodanů (*Cercopithecus aethiops*), poukazují na rozlišení jejich predátorů odlišnými varovnými voláními. Tři skupiny kočkodanů v Národním parku Amboseli byly nahrávány po dostatečně dlouhou dobu, aby bylo zachyceno co nejvíce hlasů. Analýza byla omezena na ty případy, ve kterých pozorovatelé identifikovali stimuly. Nahrávky potvrdily již dřívější pozorování T. Struhsakera (1967), že kočkodani obecní různě vokalizují na 3 různé typy predátorů, jako jsou levhart skvrnitý (*Panthera pardus*), orel bojovný (*Polemaetus bellicosus*) a krajta písmenkovaná (*Python sebae*). Varovné volání upozorňující na levharta bylo krátkým tónovým voláním. Ve varování před orlem bylo slyšet hluboké volání a varovné volání upozorňující na přítomnost hada znělo jako pronikavé staccatové vrčení. Kočkodan zelený využívá nejen odlišné varovné volání v závislosti na typu predátora, ale naučil se ignorovat veškerá volání nespolehlivého jedince, který se je snažil v minulosti oklamat, například když našel chutnou potravu, o kterou se nechtěl dělit s ostatními členy a vokalizoval varovné volání (Cheney a Seyfarth, 1980a)

Ve studiích Struhsakera (1967) byla zjištěna spojitost každého typu výstrahy s jinou reakcí opic, kdy tyto reakce fungovaly jako adaptivní antipredační strategie. Když byly opice na zemi, alarm upozorňující na leoparda je přiměl, aby vylezly na stromy. Varování před orlem způsobilo, že se opice podívaly vzhůru a poté se ukryly do křoví. A naopak po zaslechnutí varovného volání před hadem je přimělo, aby se rozhlíželi na zem kolem. Na rozdíl od dospělých mají mláďata mnohem užší škálu druhů (lze usuzovat na obecnější zařazení druhů predátorů). Varovné volání před leopardem vnímají jako alarm upozorňující na suchozemského savce, alarmující volání upozorňující na orla chápou jako upozornění na ptáka a na hada reagují jako na dlouhý tenký předmět. Schopnost klasifikovat jiné organismy se zlepšuje s věkem a zkušenostmi (Struhsaker, 1967).

#### **7.1.2.2. Kočkodan diadémový (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*)**

Kočkodan diadémový je jedním z největších pralesních kočkodanů, který je rozšířen prakticky po celé Africe. Žije sympatricky s guerézami a jinými kočkodany (Vančata, 2003).

Kočkodan diadémový (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*) z pralesa Budongo v Ugandě, produkuje dvě odlišná poplachová volání: „poštěkávání“ („hacks“) pro volání upozorňující na orly (*Stephanoaetus coronatus*) a „pyows“ reagující na levharta (*Panthera pardus*). Tlupu tvoří pouze jeden samec a několik dospělých samic a jejich potomků. Samec proto má silnou motivaci chránit před predací skupinu, která je rozhodující pro jeho reprodukční úspěch (Schaik a van Noordwijk, 1989). V playbackových experimentech s přehráváním projevů

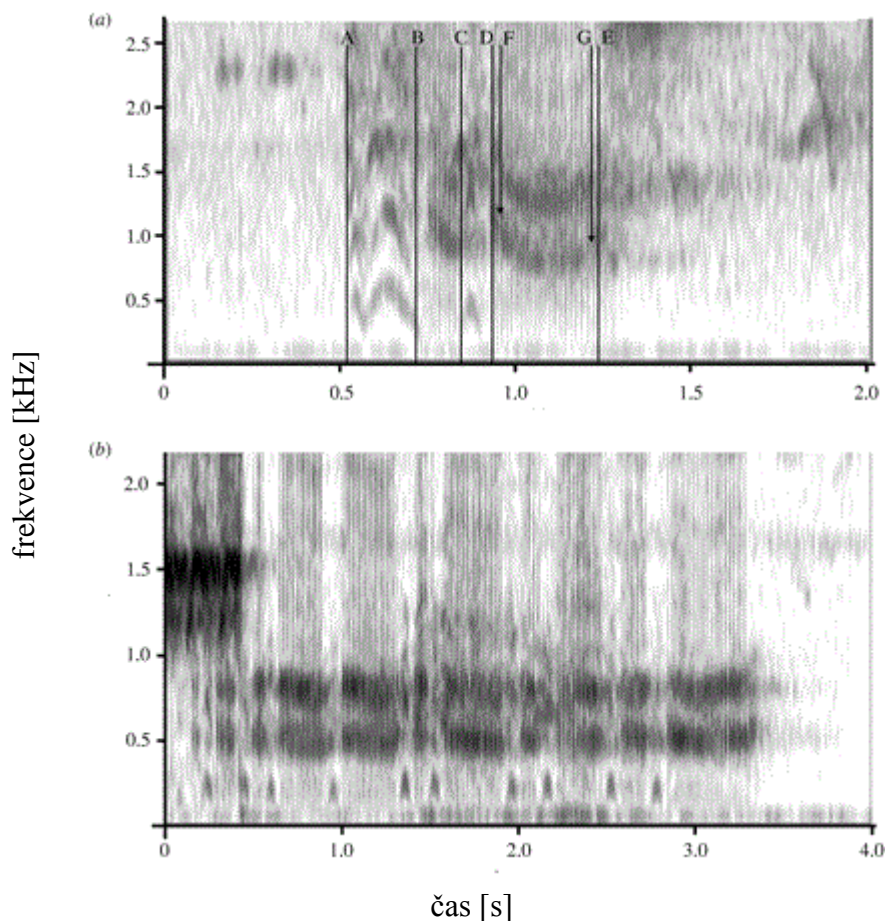
predátora samci reagovali na vrčení leoparda výhradně řadou „pyows“ a na orlí výkřiky převážně s „hacky“. Varovný signál vyjadřuje povahu hrozby. Jako ukazatel ohrožení byla měřena vzdálenost volajícího a samice vyskytující se nejbližší reproduktoru. V reakci na opicemi vokalizovanou sérii „hacks“ samci produkovali výrazně více volání, pokud členové jejich skupiny byli blízko stimulu, bez ohledu na vlastní pozici. Na levharta, který je v pralese Nudongo vzácný a opice s ním nemusí mít zkušenosti, reagovali voláním „pyows“ nezávisle na vzdálenosti ostatních členů skupiny (Papworth a kol., 2008).

Murphy (2012) provedl pokusy, aby zjistil, jak predátor ovlivní alarmující volání svou vzdáleností a výškovým rozdílem. Oba predátoři těchto kočkodanů totiž mohou útočit ze země i ze vzduchu. Orel útočící ze země vzbudil samce k početnějšímu „hacks“ a celkově delšímu volání. Orel útočící ze země není kočkodany považován za tak velkou hrozbu, proto si volající může dovolit delší varovné volání. Levhart napadající kočkodany ze země vyvolal méně „pyows“ než levhart útočící ze stromu. Podobnou signalizaci, která značí menší hrozbu predace, vyvolá i predátor, který je vzdálenější. V této studii Murphy zjistil, že kočkodan používal méně výstražných volání, čím byla hrozba větší, což je v rozporu s předchozími studiemi (Murphy, 2012). Domnívám se, že důvod by mohl být ten, že vokalizující jedinec nechce riskovat možné napadení.

### **7.1.2.3. Kočkodan Dianin (*Cercopithecus diana*)**

Tento kočkodan žije v menších skupinách tvořených dominantním samcem, několika samicemi a jejich mláďaty v tropických pralesech Guinejského zálivu (Vančata, 2003).

Claudia Stephan s Klaus Zuberbühler (2008) ve své studii porovnali výstražná volání dvou sousedních populací kočkodanů Dianiných (*Cercopithecus diana*) v pralese Tai na pobřeží Slonoviny a na ostrově Tiwai v Sierra Leone. Tyto populace se významně liší v predáčním tlaku. V pralese Tai se opice pravidelně setkávají se dvěma hlavními predátory, orly (*Stephanoaetus coronatus*) a levharty (*Panthera pardus*), zatímco v Tiwai, jsou opice loveny pouze orly. Byly sledovány reakce na akustické modely dravců, nebyly však nalezeny žádné specifické rozdíly v akustické struktuře volání upozorňujícího na orly, leopardy či jiná vyrušení. Byly však nalezeny rozdíly v sestavení sekvencí (jednotlivé fráze). Na Tiwai samci reagovali na levharty a obecné vyrušení stejným způsobem, zatímco v Tai se produkované volání skládalo z malého počtu totožných sekvencí (viz obrázek 3).



Obr. 3 Spektrogram varovného volání samce kočkodana na ostrově Tiwai v reakci: a) levharta; b) orla (A-B a C-D inhalace; B-C a D-E exhalace; F-G přechodná frekvence (převzato z Stephan a Zuberbühler, 2008)

Reakce na orly byly totožné v obou lokalitách. Predační tlak tedy ovlivňuje jejich vokální chování a zvýšená predace levhartem vedla ke zvýšení složitosti volání. Kočkodani tedy používají svůj repertoár specifickým způsobem, po jistých zkušenostech jsou výzvy sestaveny do smysluplných sekvencí (Stephan a Zuberbühler, 2008).

#### 7.1.2.4. Kočkodan Campbelův (*Cercopithecus campbelli*)

Tento kočkodan žije ve skupinách 8-15 jedinců s dominantním samcem v čele. Rezidentní samec je agresivní vůči dospívajícím samecům a periferním samicím (Vančata, 2003).

Kočkodan Campbelův (*Cercopithecus campbelli*) používá vokalizaci, aby ochránil členy tlupy před predací. Experimenty byly provedeny v pralese Tai na pobřeží Slonoviny a bylo zjištěno, že samice produkují tři typy volání - „wak-oos“, „hoks“ a „trilek“ skládající se z opakovaných, vzrůstajících („*Repetitive Rapid Ascending*“) RRA impulsů. Volání se skládá

ze čtyř akustických variant spojených v kontextu, což umožňuje recipientovi vyvodit závěr, o jaký typ narušení se jedná a výzvy mají tendenci ovlivňovat chování a pohyb jedinců stejného druhu (Ouattara a Zuberbühler, 2009).

#### **7.1.2.5. Gueréza pláštíková (*Colobus guereza*)**

Každý samec vede malou skupinu samic s mláďaty a teritorium obhájí výstražným křikem a ohromnými skoky (Vančata, 2003).

Gueréza pláštíková (*Colobus guereza*), pozorovaná v oblasti Sonso rezervace Budongo v Ugandě, produkuje akusticky nápadnou vokalizaci v reakci na její hlavní predátory, jako je levhart (*Panthera pardus*) a orel (*Stephanoaetus coronatus*). Jejich alarmující volání je podobné ve struktuře frází, ale jednotlivé fráze jsou jinak složeny. Levharti vyvolávají varovné volání s mnoha sekvencemi spojenými do několika málo volání, zatímco na orly reagují guerézy několika sekvencemi složenými do více volání (Schel a kol., 2010). Důvody můžeme najít již v dřívějších vědeckých pracích. Harris (2006) se domnívá, že dlouhé sekvence, které jsou reakcemi na orly, slouží jako ukazatele bojové schopnosti a agresivního záměru, zatímco sekvence použité pro levharta fungují pouze jako oznámení hrozby. Schel a Zuberbühler (2009) předpokládají, že rozdíl vyvolává vnímání orla jako závažnější hrozby než levharta, který v oblasti Sonso po dlouhá časová období chybí. Ve dvou případech bylo pozorováno, jak samec guerézy, zraněný a zadržovaný šimpanzi, také produkoval krátké volající sekvence (Schel a kol., 2010). Akustické struktury jednotlivých frází jsou si ale velmi podobné (Schel a Zuberbühler, 2009). Chování gueréz v reakci na výstražné volání je velmi specifické predátorovi. Levharta hledaly opice na zemi pod sebou a orly vyhlížely v korunách stromů. Přestože došlo k několika případům, kdy reakce na varovné volání upozorňující na orla vyvolaly pohled k zemi, bylo to přesto méně často, než v reakci na vrčení leoparda. Tento rozdíl může způsoben tím, že orli někdy loví v párech, jeden létá skrz klenbu stromů a druhý nad hlavou. Schnell a kolegové (2010) vyvozují, že výstražné volání gueréz může sloužit k odrazení dravce, ale jejich zásadní význam je poskytovat životně důležité informace recipientům stejného druhu (Schel a kol., 2010).

#### **7.1.2.6. Hulman ebenový (*Presbytis thomasi*)**

Hulmani se vyskytují v celé jižní Asii. Skupiny samic a mláďat jsou vedeny jedním samcem, zatímco ostatní samci tvoří mládenecké tlupy (Vančata, 2003).

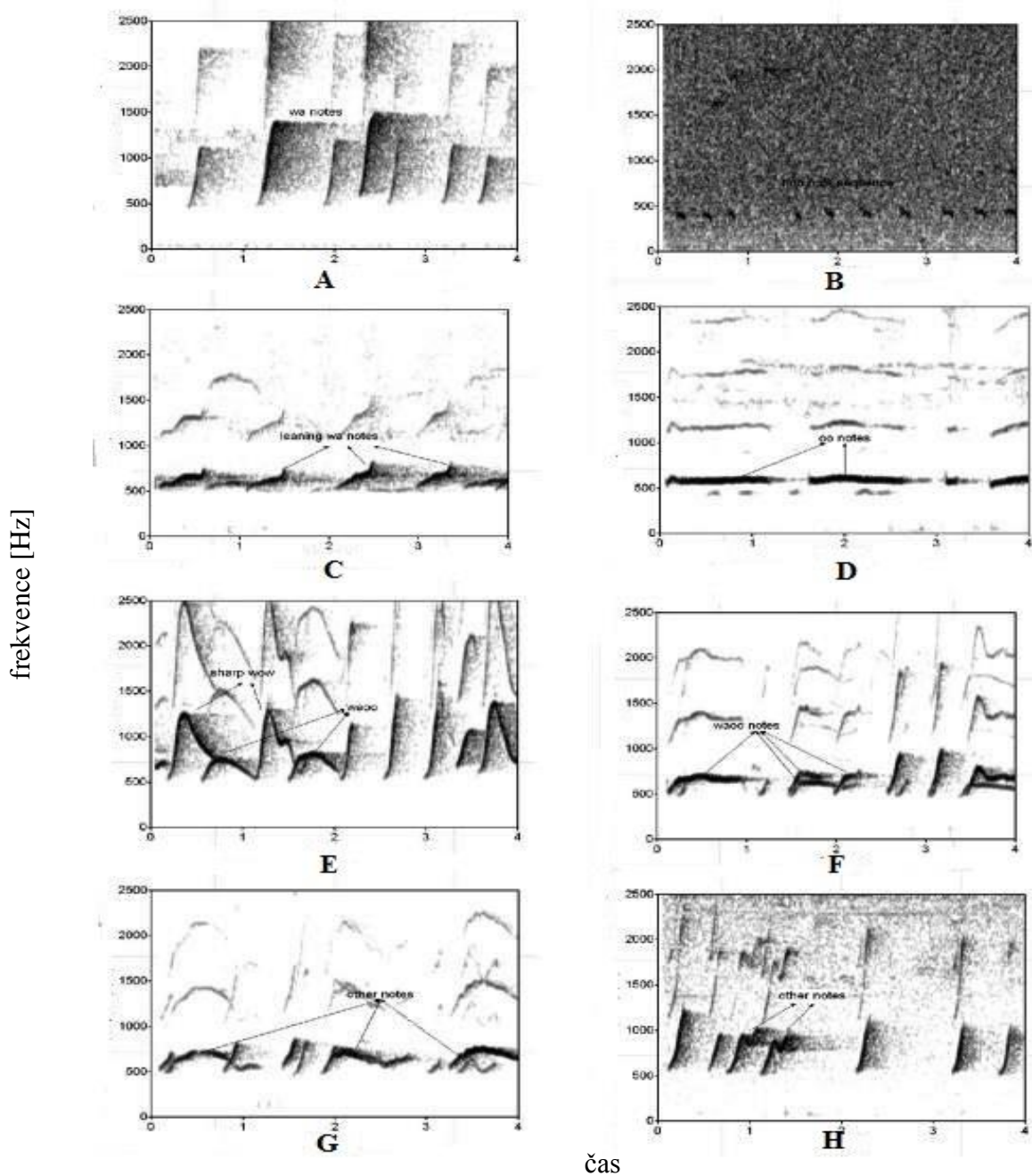
U druhu hulmana ebenového (*Presbytis thomasi*) samci vyvolají krátký poplach před predátorem tehdy, pokud je přítomna jeho tlupa. Volání je určeno členům skupiny, nikoliv predátorovi (Cheney a Seyfarth, 1990). Byly testovány tři hypotézy v závislosti na nesociálních faktorech (např. únava z vyčerpávajícího volání, nebo velikost skupiny) či sociálních (např. chování členů skupiny). Únava a velikost skupiny neovlivnily délku volání poplachu, ale bylo zjištěno, že samec volal do té doby, dokud všichni členi tlupy neopakovali výstražné volání (Wich a de Vries, 2005).

### 7.1.2.7. Giboni (*Hylobatidae*)

Giboni (*Hylobatidae*) patří spolu se sesterskou skupinou hominidů do nadčeledi Homonoidea. Řadí se tedy do skupiny primátů, do které patří také orangutani, gorily, šimpanzi a lidé. Tvoří monogamní pár, který se stará o mláďata (Vančata, 2003).

Vokální schopnosti ostatních opic jsou ve srovnání se složitou vokalizací gibbonů „nezajímavé“. Giboni sestavují propracované vokalizace, které slouží k odražení vetřelce, k vytvoření přátelského či rozmnožovacího vztahu (Clarke, 2006). Giboni (*Hylobatidae*), opice jihovýchodních lesů Asie, jsou známé pro svou hlasitou a nápadnou vokalizaci, které vysílají na dlouhé vzdálenosti hustým porostem. Pár v dopoledních hodinách koordinovaně vokalizuje tzv. „duety“. S největší pravděpodobností tak komunikují se sousedními jedinci (Geissmann, 2000)

Skupina spolupracovníků Clarka a Zuberbühlera provedla studie na gibonech bělorukých (*Hylobates lar*) v Národním parku Khao Yai v Thajsku, které ukázaly, že giboni rozvíjí vokalizaci k ochraně před predací. Výzkumníci porovnali struktury poplachových volání s rutinními vokalizacemi. Alarmující volání byla totožná s každodenní vokalizací, ale bylo zjištěno mnoho rozdílů v tom, jak byly sestaveny do frází (Clarke, 2006). Kolektiv autorů testoval poplachové volání na levharta obláčkového (*Neofelis nebulosa*), tygra (*Panthera tigris*), kraju mřížkovanou (*Python reticulatus*) a orlíka rudoprsého (*Spilornis cheela*). Modely byly vytvořeny z falešných kožešin, smotaných trubek či drátěného pletiva. Napodobeniny predátorů výzkumníci umístili na jejich přirozená místa, která jednotliví predátoři využívají k odpočinku nebo k číhání na kořist. Jednotlivé hlasové jednotky, označovány jako "slabiky", byly rozlišeny na 7 typů: 1. „wa“ 2. „hoo“ 3. „leaning wa“ 4. „oo“, 5. „sharp wow“, 6. „wao“, 7. ostatní „other“ (viz obrázek 4). Jednotlivé hlasové „slabiky“ jsou produkovány zřídka, obvykle jsou složeny do složitějších frází.



Obr. 4 Spektrogram varovných volání gibbonů A) „wa“ ; B) „hoo“ ; C) „leaning wa“ ; D) „oo“ ; E) „sharp wow“; F) wao; G), H) ostatní (převzato z Clarke a kol., 2006)

Volání vyvolávající poplach obvykle začíná řadou měkkých „hoo“, která jsou po chvíli mnohem hlasitější, aby volání dosáhlo dlouhé vzdálenosti. Je však jasným ukazatelem varování před predátorem. Výsledky ukázaly, že giboni vokálně reagují pouze na pozemní predátory. Mezi „duety“ a referenčním voláním nebyly zjevné rozdíly, podrobnější analýza ale odhalila řadu jemných odlišností. Za prvé, slabiky „leaning wa“ se vyskytovaly podstatně méně u alarmujícího volání než u duetů. Za druhé, jednoznačně více a ve větším uskupení bylo slabik „hoo“ vložených mezi jiné hlasové jednotky u referenčního volání než u „duetů“.

Za třetí, i slabiky „sharp wow“ se často objevovaly v poplachovém volání. Celkově lze říci, že sekvence spojené z jednotlivých slabik byly výrazně delší v alarmujícím volání. Samci obvykle odpověděli na samičí poplachové volání určitou frází, ale tyto odpovědi nastoupily podstatně dříve než u duetů. Ukázalo se také, že samičí a samičí vokalizace si je navzájem méně podobná u „duetů“ než u poplachového volání (Clarke, 2006).

Skupina sousedních samic sice přijala výzvu až v kritické hranici dvou minut, ale bylo dokázáno, že sousední skupinu vnímají a reagují správně na varovné volání upozorňující na určitého predátora. Zájem o vokalizaci gibbonů je velký, protože poskytuje pozoruhodný případ akustické propracovanosti a všestrannosti komunikace primátů (Clarke, 2006).

### **7.1.2.8. Šimpanz učentlivý (*Pan troglodytes*)**

Šimpanz je velký lidoop, nejbližší příbuzný člověka. Žije ve skupině 15-20 jedinců, kterou tvoří samice s mláďaty a mladí samci. Tlupu vede jeden či dva samci (Vančata, 2003).

Použitím atrapy hada bylo prokázáno, že šimpanzi (*Pan troglodytes*) s větší pravděpodobností varovali před hadem v přítomnosti členů, kteří si nebyli vědomi možného nebezpečí, než v přítomnosti členů, kteří o nebezpečí věděli. Vědci sledovali chování 33 jednotlivců k modelu zmije. Alarmující výzvy byly výrazně častější, když byl volající s členy skupiny, kteří buď hada neviděli, nebo byli od místa více vzdáleni. Další faktory, jako je vlastní vzrušení, vnímané riziko, nebo riziko pro recipienta nevysvětlily pravděpodobnost volání, ačkoliv na něj musí mít vliv. To by mohlo nasvědčovat tomu, že šimpanzi sledují informovanost ostatních a řídí podle toho svou vokální produkci, aby je mohli selektivně informovat (Crockford a kol., 2012).

## **8. Referenční vokalizace asociovaná s potravou**

Studie ukázaly, že v určitých případech primáti vokalizací informují o nálezu potravního zdroje (Elowson a kol., 1991). Taková volání jsou významným zdrojem informací pro ostatní členy skupiny o lokalizaci potravy a mohou tak ovlivňovat jejich apetenční chování a jejich tendenci pohybovat se směrem k volajícímu. Navíc může být produkce této vokalizace ovlivněna množstvím, kvalitou a dělitelností potravy, ale může také ukázat emociální vztah (preferenci potravy) volajícího. Volání spojené s nálezem potravy představuje pro jedince výhody i nevýhody- způsobí zvýšení počtu jedinců u zdroje potravy, čímž je zvýšena ochrana před predátorem, ale zároveň se zvyšují náklady v konkurenci o zdroj (Gyger a Marler, 1988).

## 8.1. Přehled studií u jednotlivých druhů vyšších primátů

### 8.1.1. Ploskonosí (Platyrrhini)

#### 8.1.1.1. Chápan středoamerický (*Ateles geoffroyi*)

Chápan středoamerický je velkou novosvětskou opicí žijící ve velkých skupinách obývajících tropické deštné lesy. Ve skupině obvykle žije více jak 10 jedinců a samec je zde dominantní (Vančata, 2002).

Eisenberg (1976) popisuje řehtání („whinny“) chápanů jako ukazatel polohy, který doprovází krmení a možná slouží i k označení dostupnosti potravin. Proto Chapman a Lefebvre (1990) dále zkoumali zda „whinnies“ fungují jako signály lákající ostatní na dané místo a zda měnící se frekvence volání souvisí se změnou počtu nalákaných opic. To by naznačovalo, že tyto opice manipulují velikostí potravní skupiny, která je důležitým faktorem v obraně před predátorem, ale i v konkurenci (Chapman a Lefebvre, 1990). Studie zkoumající velikost potravní skupiny předpokládají, že když je skupina v příliš malém počtu, zvířata jsou vystavena většímu riziku predace a proto musí vynaložit větší náklady na hlídkování před predátory a nezbyvá jim tedy tolik času na krmení (Van Schaik a kol., 1983). Když se zvýší velikost skupiny, musí se jedinec potýkat s konkurencí o potravní zdroj a právě u těchto chápanů konkurence vede k agresivnímu chování, které může poškodit stromy nesoucí šťavnaté ovoce (Chapman, 1988). Výsledky pozorování ukázaly, že „whinnies“ fungují k nalákání ostatních jedinců a jejich frekvence určuje počet zvířat, která se připojila ke krmení. Rozhodnutí o ukončení volání pak částečně závisí na počtu příchozích opic. Bylo dokázáno, že existuje vztah mezi hustotou zdroje potravy a četností produkovaných „whinnies“. Samozřejmě v udržení optimální velikosti skupiny hraje svoji roli dominance, při neoptimální velikosti skupiny příchozích opic níže postavené samice musejí skupinu opustit dříve než samice vysoce postavené. Ve shrnutí výsledky naznačují, že výměna informací mezi členy skupiny chápanů závisí na sociálních a ekologických podmínkách. I když není známa přesná motivace pro manipulaci informací, volání chápanů je potenciálně účinným prostředkem k vyloučení konkurentů (Chapman a Lefebvre, 1990).

#### 8.1.1.2. Kosman běločelý (*Callithrix geoffroyi*)

Tento kosman dává přednost lesům druhotně vytvořeným po vykácení. Své teritorium označují dírami v kůře, které vydlabávají dlouhými řezáky, ale také pachovými značkami.



V každé tlupě je jeden rozmnožující se pár, ostatní členové mláďata nosí a ochraňují (Vančata, 2002).

Kosman informuje o potravě vokalizací „chirps“ přes zavřená ústa, tyto vokalizační elementy jsou rychle frekvenčně modulované a trvají cca. 60 ms. Výzkum, který provedl Kitzman a Caine (2006) ukázal, že tito primáti, stejně jako další druhy primátů, reagují na takovou vokalizaci rychlým přiblížením k volajícímu. Cílem jejich další studie (2009) bylo zjistit, zda skupinka 12 kosmanů reaguje na přehrání potravních výzev způsobem, který odráží vnímání referenční informace. Výsledky ukázaly, že nahrávky vyvolávají adekvátní potravní chování u recipientů, ale že frekvence přehrání takového volání není podstatná pro změnu potravního chování. Jinými slovy, pouhé zaslechnutí potravní výzvy zvýší potravní a apetenční chování kosmanů, bez ohledu na frekvenci daného volání. Nebylo zjištěno ani rozdílné chování po výzvě lákající na ovoce nebo na hmyz. Dříve nebylo známo, zda takové volání dokonce nevyvolá u recipienta určitou mentální reprezentaci (zpodobnění) potravy, ale ani nebylo vyloučeno vyvolání reflexního chování. Tato studie ale naznačuje, že volání signalizující potravu vyvolají víc než reflexní odpověď kosmanů, a tak se mohou stát reprezentativní komunikací (Kitzmann a Caine, 2009).

### **8.1.1.3. Tamarín bělohubý (*Saguinus labiatus*)**

Tamarín bělohubý žije v amazonské oblasti Brazílie. Žije v párech a o mláďata pečují oba rodiče, samec je nosí na zádech a matce je přenechává ke kojení (Vančata, 2002).

Caine a její kolektiv studovali potravní volání tamarína bělohubého v závislosti na typu a preferenci potravy. Předpokládali, že pokud je zdroj potravy obzvlášť výhodný či ve velkém množství, bude i frekvence volání vyšší. Hodnotili i míru sdílení nalezené potravy změnou frekvence potravního volání. Dále testovali způsob vydávání zvuku nejen podle charakteristiky potravy, ale i podle prostorového umístění volajícího vzhledem k jeho skupině. K experimentu použili dvě sociální skupiny: skupinu 3 samců a 1 samice, a skupinu 1 samce, 1 samice a dvou mladších samic- jejich mláďat. Tamaríni byli zkoumáni v laboratoři Buckenellovy univerzity ve 2 klecích s přepážkou, která jim znemožňovala vizuální kontakt. Jejich preferovaná potrava (syrové maso, fíky, cvrčci) byla uschována mezi hobliny do 4 boxů a ty byly umístěny do klecí. Výsledky potvrdily předpoklad větší četnosti volání při nález většího množství preferované potravy. Nálezce potravin oznamoval svůj nález čteněji a hlasitěji, když byl vizuálně izolován v kleci od ostatních členů své skupiny, než když ho jiný člen skupiny při nález pozoroval. Méně preferované jídlo (tvaroh, jablka, arašídý) sděloval

nálezce s větší frekvencí, pokud bylo potravy větší množství a nálezce byl sám. Pokud byl tamarin při nálezu pozorován, vyzýval ostatní ke společnému krmení, i když se jednalo o malé množství potravy. Byla také potvrzena teorie Hausera a kol. (1993c), která tvrdí, že zvířata se nechají zmást kusem potravy rozřezané na velmi malé části a jsou tak vnímány jako větší množství potravy (Caine a kol., 1995).

#### **8.1.1.4. Malpa hnědá (*Cebus apella*)**

Malpy jsou považovány za nejdovednější opice Nového světa a jsou z nich také nejrozšířenější. Tvoří smíšené skupiny 8 až 14 jedinců s dominantními samci. O mláďata se starají samice i samci (Vančata, 2002).

Malpy produkují dvě odlišné vokalizace: „grgr“ a sérii hvízdání („whistle“) asociované s potravou. Při nálezu ovoce se taková volání stávají četnější. Tato hvízdavá volání malp splňovala obě kritéria pro funkční referenční signály: správně definovaný podnět a reakce receptora stejná jako by byl podnět přítomen (Di Bitetti, 2003). V další studii se Di Bitetti (2005) zabýval faktory, které mohou mít na takovou vokalizaci vliv (množství jídla, roční období, denní doba, věk, pohlaví, postavení nálezce a přítomnost či vzdálenost dalšího člena), zkoumal také dobu mezi objevem zdroje potravy a následnou vokalizací o nálezce („zpoždění“). Studie byla provedena na skupině 26 malp hnědých obývajících Národní park Iguazú v Argentině. Ke studiu vokálního chování malp byly 3-12 m nad zemí rozmístěny platformy s banány. Když se k nim jedinec přiblížil na vzdálenost 35 m, byla zjištěna 1) jeho totožnost, 2) doba objevení platformy, která se vyznačovala pevným pohledem na platformu a následujícím zrychlením pohybu směrem k platformě, 3) doba, kdy se na platformu dostal, 4) vzdálenost nejbližšího člena, 5) počet členů ve vzdálenosti 10 m, 6) doba nálezcovy vokalizace. Ve výsledku malpy všech věkových kategorií, pohlaví a postavení zpravidla signalizovaly nález platformy s banány. Signalizovaly jej „whistle“ sérií a tím nejdůležitějším faktorem určujícím rozmezí mezi nálezem a vokalizací byla přítomnost dalších členů v blízkém okolí. Některé malpy začaly s vokalizací později, když jiný člen nebyl na dohled, čímž prodloužily dobu příchodu ostatních a tak si zvýšily celkový příjem potravy, což bychom mohli označit jako klamavé jednání. Ve 20 % případů objevu nálezce nevolal vůbec, ve dvou případech z toho se jednalo o samice v říji, které se tak zřejmě staly plachými. Dalšími faktory, které zapříčinily absenci volání, se stal nedostatek ovoce, kdy by případné oznámení zdroje mohlo způsobit úplnou ztrátu přístupu k němu. Pokud byly na platformě pouze tři banány, snížila se pravděpodobnost vokalizace výzvy spojené s nálezem. A nakonec

byla absence volání zapříčiněna i přítomností dalších členů skupiny, kteří si již byli vědomi přítomností zdroje potravy. Di Bitetti nenašel žádný důkaz, kdy by nesignalizující jedinci byli potrestáni. Může tomu být proto, že málokdy jsou v nepřítomnosti ostatních a zřídka mohou podvádět (Di Bitetti, 2005). Efekt publika také podporuje fakt, že pokud je vzdálenost nejbližších sousedů příliš velká, je často zkrácena doba mezi objevem a vokalizací, čímž je snížena možnost predace spolu s náklady energie, která je na anipredační chování vynaložena (Elgar 1986).

#### **8.1.1.5. Malpa kapucínská (*Cebus capucinus*)**

Tato malá opice nepřesahující hmotnost 6 kg s chápavým ocasem žije ve smíšené skupině 2 až 20 členů vedených dominantním samcem (Vančata, 2002).

Oproti výše popsaným pokusům výsledky studie malp kapucínských ukázaly, že volání asociované s potravou neslouží pouze k tomu, informovat ostatní o přítomnosti potravy, ale oznamují vlastnictví nalezené potravy. Takové volání je složeno z „huhs“ sekvencí, které lze sluchem snadno odlišit od ostatní vokalizace, která je v jejich repertoáru, a jsou i jedinými produkovanými zvuky při nalezení zdroje. Postavení nálezce ve skupině neovlivnilo produkci volání. Vystal však velký počet hypotéz o preferenci potravy. Četnější volání samic při nálezů ovoce by mohlo odrážet preferenci potravin, stejně jako je tomu u tamarinů bělohubých (Caine, 1995). Vysvětlením ale může být i možnost, že ovoce se vyskytuje na místech, kde se malpy pohybují společně, zatímco s hmyzem a vejci se setkávají beze svědků. Hmyz je také nalézán jednotlivě, ovoce je ve velkém množství a vyvolá další volání ostatních členů. Vědci stanovili alternativní hypotézu, že tato potravní volání produkovaná při nálezů ovoce slouží k odpuzení ostatních malp nacházejících se v blízkosti. Opice ve vizuálním kontaktu s nálezcem se méně přibližovaly k volajícímu jedinci, než k tichému, aby se tak vyhnuly jeho agresi. Je zde možná hypotéza, že volání nejen oznamuje vlastnictví nalezené potravy, ale signalizuje i ochotu o tuto potravu bojovat (Gros Louis, 2004a). Pohlaví člena skupiny, který zdroj potravy našel, měl značný vliv na četnost volání. Samice produkovaly více volání, když našly plody ve srovnání s nálezem hmyzem či vejci. Samci málokdy produkují volání oznamující nález potravy, jeden z důvodů může být to, že samci mají vyšší postavení v hierarchii, a proto nejsou při požívání nalezené potravy napadáni (Gros Louis, 2004a).

V témže roce Gros Louis publikovala svá pozorování s malpami, kdy jim byla přehrávána vokalizace související s nálezem potravy a také řada kontrolních volání (4 trylky v

10s). Odlišná reakce malp na tato přehranná volání naznačuje zřetelnost jejich volání oznamující nález. Na kontrolní volání reagovali pouze krátkým nebo vůbec žádným pohledem ve směru reproduktoru a pouze jednou se k němu jedinec přiblížil. Délka volání je ukazatelem množství potravy a malpy volají, i když už pojídají nalezenou potravu (Gros Louis, 2004b).

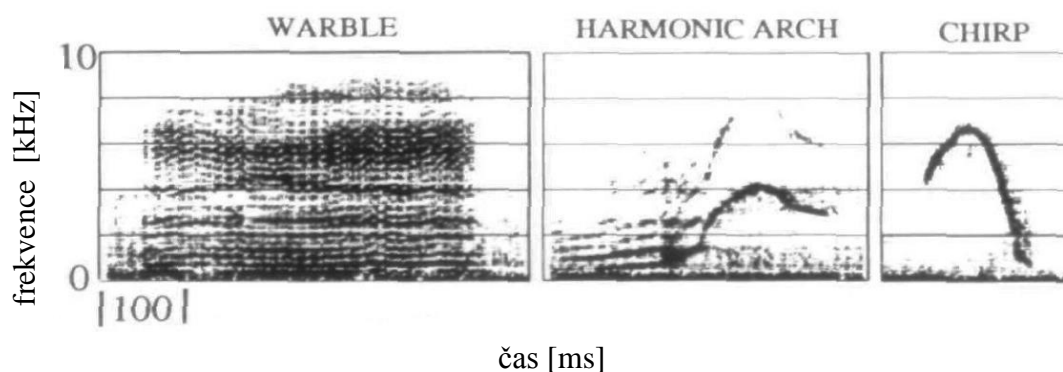
## 8.1.2. Úzkonosí (Catarrhini)

### 8.1.2.1. Makak rhesus (*Macaca mulatta*)

Tlupa makaků má většinou několik desítek členů vedených vůdčím samcem. Makak je často používán jako modelový organismus v mnoha studiích a experimentech (Vančata, 2003).

Možná, že jeden z nejsložitějších systémů vokalizace byl popsán u makaka rhesuse. Tito primáti produkují pět akusticky rozlišitelných volání a jejich produkce se liší vnímáním preference potravin, i když některé typy volání jsou vokalizovány v kontextu netýkajícího se potravního volání. (Hauser a Marler 1993a,b).

Hauser a Marler (1993) studovali tlupu makaků rhesus (*Macaca mulatta*) na ostrově Cayo Santiago, kde se nevyskytují žádní predátoři makaků a k úmrtí tak dochází především kvůli zranění nebo vyhladovění. Tlupa 7 sociálních skupin čítala 300 jedinců a asi 50 periferních samců. Vědci pozorovali z této skupiny pouze 10 dospělých samic a 12 dospělých samců. Makakové jsou na ostrově krmeni ze tří stojanů, ale sami si hledají také kokosy, drobné ovoce a také žerou květiny, trávu a hmyz. Byla zaznamenána vokalizace při čekání na přístup ke krmivu ve stojanech broukání sekvencí „coo“. „Coo“ a „grunt“ byla nahrána i mimo volání spojené s potravou a to v kontextu interakce matky a dítěte (Hauser, 1991). Ovšem naprosto odlišné vokalizace byly slyšet, když se zvířata krmila a mimo to nebyly tyto vokalizační elementy nikdy zaznamenány. Tyto sekvence volání asociovaného s potravou: švitoření „warbles“, harmonické oblouky „harmonic arches“, pípání „chirps“ (viz obrázek 5) se v mnoha ohledech akusticky lišily od ostatních volání v jejich repertoáru.



*Obr. 5 Spektrogram volání makaků rhesus asociované s potravou (převzato Hauser a Marler, 1993a)*

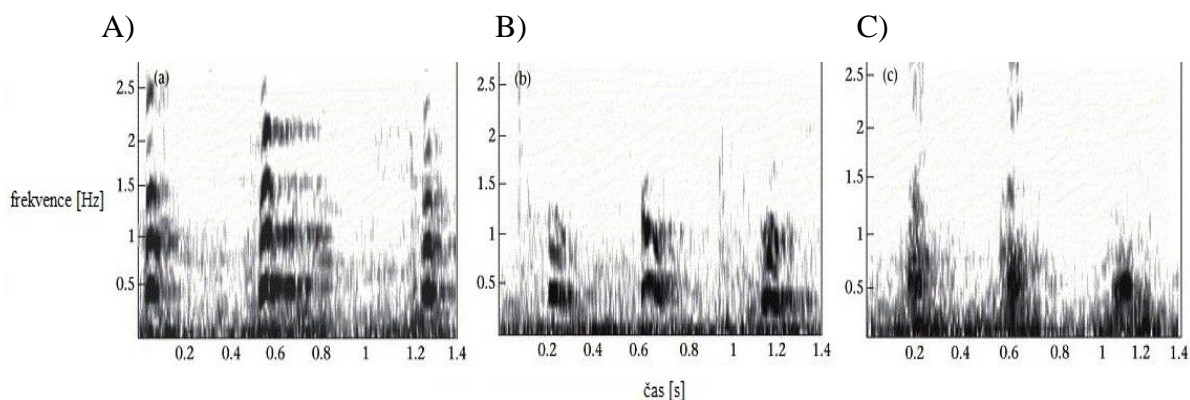
Obecně platí, že jsou „coo“ nejčastěji slyšet, když zvířata čekají na přístup k zrádlu (93%), zatímco „grunt“, „warbles“, „harmonic arches“ a „chirps“ při krmení. „Warbles“, „harmonic arches“ a „chirps“ sekvence volání jsou asociovány s výskytem vzácných a vysoce preferovaných potravin (81 - 87%). „Warbles“ jsou akusticky podobné „coos“, liší se jen v rychlejší frekvenci. Harmonické oblouky ("harmonic arches") se skládají z počáteční základní frekvence o 250 – 400 Hz a poté se zásadně mění v široký tonální oblouk dosahující maxima 7000 Hz. „Chirps“ jsou strukturou podobné „harmonic arches“. „Warbles“ mají podstatně vyšší frekvenci a trvají déle než "harmonické oblouky" nebo „chirps“. Členové skupiny se častěji přibližovali k jedinci produkujícímu „warbles“, „harmonické oblouky“ a „chirps“ než když zaslechli „coo“ nebo „grunt“. Ukázalo se, že volání spojené s potravou vydávané periferními samci je potlačováno strachem z útoku sameců uvnitř sociálních skupin (Hauser a Marler, 1993a). Nebylo bohužel nikdy jednoznačně určeno, zda tato volání představují jakési „označení“ pro potraviny nebo příkazy či žádosti pro ostatní, aby se přišli nakrmit.

### **8.1.2.2. Šimpanz učentlivý (*Pan troglodytes*)**

Slocombe a Zuberbühler (2005) sledovali, zda hrubé vrčení „grunt“ šimpanzů funguje jako referenční signál, který upozorňuje na objev potravy jiným členem skupiny. Pokus byl proveden s 11 šimpanzi (*Pan troglodytes*) v Zoo Edinburghu, kdy byly nejprve zjištěny preference potravy každého jedince. Chléb měl pro všechny jedince vysokou hodnotu, zatímco jablka byla méně preferovaná. Ve výběhu byly vytvořeny dva umělé stromy, kdy jeden poskytoval jablka a druhý chléb. Tyto kousky byly ukryty v kartónových trubicích spuštěných z větví spolu s dalšími trubicemi bez ukryté potravy. Během experimentálního přehrávání byl napodobován objev potravy jiným členem skupiny vysíláním sekvence hrubého zavrčení z okolí stromu. Apetenční chování jedinců ve výběhu bylo natočeno a analyzováno. Při nálezů jablek nebo chleba byly zjištěny odlišnosti v základní frekvenci. Po odhalení ukrytých jablek byla vyslána nízká frekvence, od nejnižší frekvence formant po nejvyšší, zatímco u nálezů chleba byla analyzována vysoká frekvence s vyšší první frekvencí formant a dále se snižující druhou a třetí. Nebyly nalezeny žádné rozdíly v délce volání. Výsledky tedy ukázaly, že šimpanz může získat informaci o zdroji a typu potravy během poslechu volání svého druha signalizujícího nález potravy. Zvíře změnil své potravní chování

na základně vyslechnuté výzvy. Tato studie ukazuje, že šimpanz umí odvodit informaci o vnější události z vokalizace „grunt“ produkovaného stejným druhem a je tedy referenčním signálem (Slocombe a Zuberbühler, 2005).

Následující studie Slocombe a Zuberbühlera (2006) pokračuje ve studiu dalšího typu vokalizace: hrubého vrčení „rough grunt“ zaznamenaného u šimpanzů (*Pan troglodytes*) v Zoo Edinburgh. Pro zkoumanou skupinku šimpanzů byly zjištěny jejich potravní preference a ty byly rozděleny do 3 kategorií: vysoká preference (chléb), střední (obyčejné krmění) a nízká preference (mrkev). Vysoká preference vyvolala dlouhotrvající volání s jasnou harmonickou strukturou a vysokým vrcholem v zaznamenané frekvenci. Zatímco nízko upřednostněná potrava vyvolala krátkodobý, ale hlučný signál bez harmonické struktury s nízkou maximální frekvencí. Střední preference vyvolala vokální struktury, které byly charakteristikami mezi dvěma předchozími (viz obrázek 6).



Obr. 6 Spektrogram vokalizovaného „grunts“ dospělého šimpanze v reakci na A) chléb; B) standartní krmění; C) mrkev (převzato z Slocombe a Zuberbühler, 2006)

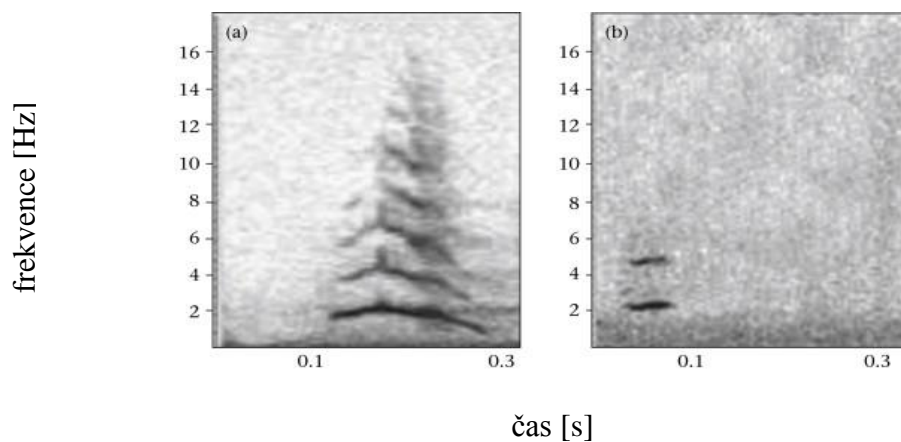
Tato měření potvrzují, že vokalizace vyvolaná potravou s různou preferencí má trvalé a významně různé akustické struktury. Dalším pozorováním bylo zjištěno, že různé druhy potravy zařazené do vysoce upřednostněných potravin (banán, mango), vyvolává ostrá zavrčení, která se odlišují jen velmi nenápadně, ale pod podrobnější analýzou se liší v akustické struktuře a délce volání. Žádné významné akustické rozdíly nebyly zjištěny v různých typech středně a nízko preferovaných potravin (Slocombe a Zuberbühler, 2006).

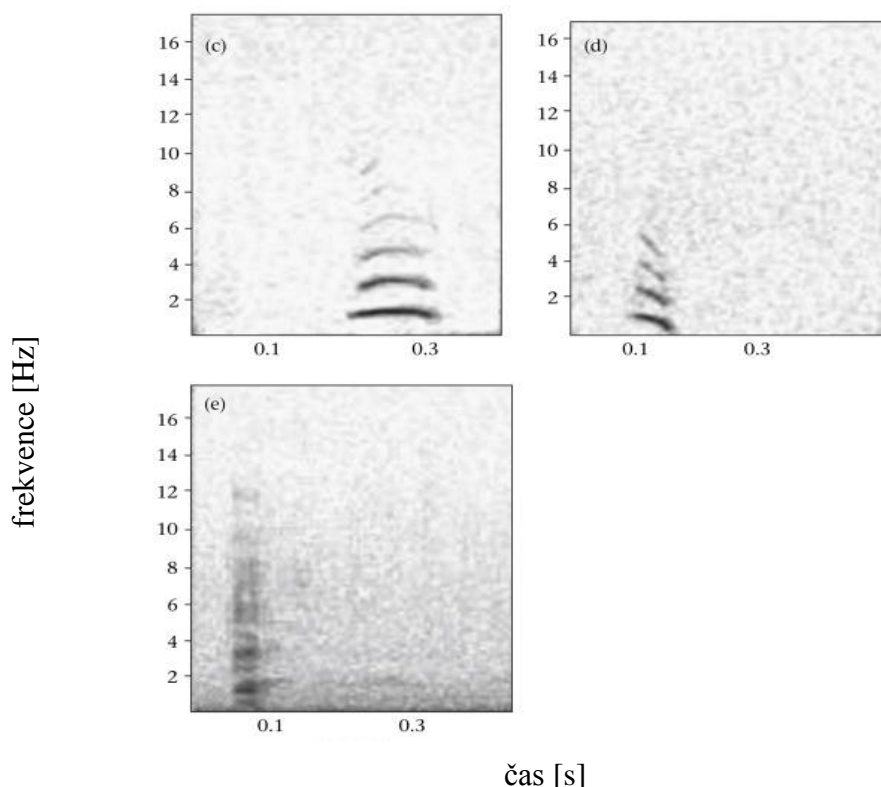
### 8.1.2.3. Šimpanz bonobo (*Pan paniscus*)

Tento šimpanz je menší než šimpanz učenlivý. Může žít až v osmdesátičlenných tlupách, ale obvykle se vyskytuje v menších tlupách. Samice jsou zde dominantní a po

dosažení dospělosti opouští skupinu, u samců se naopak projevuje tendence v tlupě zůstat (Vančata, 2003).

Poměrně málo je toho známo o volání asociovaném s potravou u šimpanzů bonobo. Bermejo a Omedes ve své studii z roku 1999 uvedli zařazení 15 odstupňovaných typů volání do vokálního repertoáru těchto šimpanzů. Tyto jednotlivé vokalizace byly volajícím spojeny do delších vokálních sekvencí. Někteří jedinci studovaní v Kongu byli pozorováni při úpravě své vokalizace používané na dlouhé vzdálenosti, tak, aby odpovídala vokalizaci ostatních členů skupiny (Hohmann a Fruth, 1994). Jedinec šimpanze bonobo signalizoval svůj samostatný nález ukrytého zdroje potravy podstatně více, než tomu bylo při nálezu ve skupině jeho druhů, bez ohledu na množství potravy (Van Krunkelsven a kol., 1996). Clay a Zuberbühler (2009) zkoumal později 2 skupiny šimpanzů bonobo v San Diegu v USA, aby popsali zdánlivě složité vokální chování související s preferencí určité potravy, které jako takové poskytuje referenční informace svému druhu. Šimpanzi bonobo chovaní v zajetí produkovali pět zvukově odlišných typů volání související s nálezem potravy: „barks“, „peeps“, „peep-yelps“, „yelps“ a „grunt“. Produkce těchto volání nebyla náhodná, ale byla spojena s preferencí určité potravy (viz obrázek 7).





Obr. 7 Časově frekvenční spektrogram znázorňující pět různých sekvencí označující nález dané potravy vokalizující samcem šimpanze bonobo: A) „bark“; B) „peep“; C) „peep-yelp“; D) „yelp“; E) „grunt“ (převzato Clay a Zuberbühler, 2009)

„Barks“ byla vokalizována téměř výhradně ve spojení s vysoce požadovanou potravou a „peeps“ byla produkována v podstatně větší míře při vysoké preferenci potravy, než při střední či nízké. „Peep-yelp“ neoznačovalo žádné upřednostnění nalezené potravy. Nález méně preferované potravy byl oznámen „yelps“ vokalizací. Při pozorování dalších „yelps“ a „grunt“ došli výzkumníci k závěru, že tyto vokalizované sekvence nemají zvláštní význam. Nejhlasitěji vydávaná byla vokalizace sekvencí „grunt“. „Barks“ byla nejdelší sekvencí s mnoha viditelnými harmonickými pásmy. „Peeps“ byly pronikavé jako „barks“, ale kratší s plošší frekvencí. I když „peeps“ a „peeps-yelps“ byly akusticky velmi podobné, „peeps“ trvaly výrazně kratší dobu. Sekvence „yelps“ měly zase výrazně sestupný frekvenční obrys, na rozdíl od klenutého obrysu níže posazeného „peep-yelp“. Analýza intervalu volání ukázala, že preference potravin nijak neovlivnila rychlost produkce sekvencí. Rychlost tedy ovlivněna nebyla, vysoce upřednostněná potrava ale vyvolala delší sekvence volání (Clay a Zuberbühler, 2009). Hlavní motivace této práce bylo srovnání „potravního“ volání produkovaného bonobo a šimpanzi učenílivými. Dříve zde zmíněné studie popsaly „grunt“ vokalizaci, akusticky gradující při nálezu preferovanější potravy (Slocombe a Zuberbühler,



2005). Bonobo produkoval „grunts“ především ve spojení s nálezem "nízkohodnotné" potravy a celkově byl tento typ sekvence vědci zaznamenán zřídka. Vokální chování šimpanzů bonobo se podobalo modelu makaka rhesus (Hauser a Marler, 1993a). Stejně jako sekvence „coos“ šimpanzů učenlivých bylo i „peep-yelps“ makaků produkováno mimo kontext s potravou, zde například v interakci mezi matkou a mládětem, péči o ostatní, jako alarmující výzva, nebo během agonistického setkání (de Waal, 1988).

Jednotlivci se mohou lišit ve svých rozhodnutích opustit dosavadní aktivitu a vydat se za „přivolávajícím“ signálem. Jejich vlastní přirozené stanoviště afrických lesů jim nabízí neustále se měnící dostupnost potravy (Janmaat a kol., 2006). Vizuální informace je obtížně dostupná, proto bonobo mění svou produkci různých typů vokalizací a kombinují je do delších sekvencí generujících spolehlivější vokální signál, vhodnější pro příjemce a jeho zhodnocení situace v okolí (Clay a Zuberbühler, 2009).

## 9. Referenční komunikace u jiných živočišných druhů

Pro úplnost si v této kapitole dovolím zmínit i některé z mnoha studií zabývajících se referenční vokalizací u jiných druhů zvířat, než jsou primáti. Ráda bych zde zmínila i mezidruhová varovná volání mezi savci a ptáky.

Manser společně s kolegy (2002) sledoval varovná volání surikat žíhaných (*Suricata suricatta*), které také poskytují důkaz o tom, že taková varování mohou poskytovat recipientům informace o typu dravce a stupni naléhavosti hrozby. Surikaty jsou známé svou ostražitostí, se kterou hlídají nory a ostatní jedince před predátory. Mají tři typy varovných volání: jeden typ pro predátory, kteří útočí ze země, jako je šakal čabrákový (*Canis mesomelas*), druhý typ varující před přítomností letícího dravce, jako je orel bojovný (*Polemaetus bellicosus*), jestřáb kukačkovitý (*Melierax canorus*) a orel stepní (*Aquila rapax*) a třetí typ varující před hady, např. zmije útočná (*Bitis arietans*), kobra kapská (*Naja nivea*) a užovka krtčí (*Pseudaspis cana*). Naléhavost hrozby přiřazují podle vzdálenosti mezi skupinou a predátorem. Dělí ji na vysokou, střední a nízkou naléhavost s odlišnými akustickými vlastnostmi. Vysoká naléhavost, kdy byl predátor už velmi blízko, se lišila u typu predátora, kdy před šakalem surikaty varovaly s vysokou naléhavostí při vzdálenosti 20 m a před ptačím dravcem už při 100 m (Manser a kol., 2002).

Delfín skákavý (*Tursiops truncatus*) produkuje nízkofrekvenční volání „bray“ („vřísknutí“) po kterém následuje bleskové připlutí ostatních jedinců stejného druhu. Nicméně, nízkofrekvenční struktura tohoto volání naznačuje, že se vyvinula v důsledku

možné manipulace s kořistí, kdy delfini používají nízkofrekvenční volání, aby kořist omráčili a ulovili. Taková domněnka by naznačovala, že je přivolání ostatních pouze vedlejším produktem lovu (Janik, 2000).

Delfini krátce po narození produkují své vlastní typické hvízdání, které téměř neustále vokalizují. King a Janik (2013) pořídili nahrávky těchto hvízdání od 200 delfinů a pak jim je postupně přehrávali. Delfini reagovali hvízdáním pouze tehdy, když zaslechli „své hvízdání“ a vědci si proto myslí, že na sebe delfini vzájemně volají "jmény" (King a Janik, 2013).

Krkavci velcí (*Corvus corax*) produkují dlouhé volání „haa“, kterým označují pouze typ, ne však množství potravy (Bugnyar a kol., 2001). Mladí jedinci produkují vysoké a dlouhé „chii“ volání, které se během dospívání změní na „haa“. Vokalizací krátkého „who“ krkavec oznamuje blížící se kořist (Heinrich a Marzluff, 1991).

Mezidruhovým varovným volání se zabývá studie, která sledovala, zda jsou veverky (*Sciurus vulgaris*) schopné rozpoznat poplachové volání sojky (*Garrulus glandarius*) a reagovat na něj specifickým antipredačním chováním. Oběma druhům totiž hrozí nebezpečí od stejných predátorů. Výsledky ukázaly, že veverky rozpoznají heterospecifické varovné volání, které je přiměje utéct, od stejně hlasité vokalizace sojky, při které jim nebezpečí nehrozí (Rander, 2006).

Další studie Raineyho a jeho kolegů (2004) odhalila schopnost zoborožců palmových (*Ceratogymna elata*) rozpoznat varovné volání kočkodanů Dianiných (*Cercopithecus diana*). Zoborožec rozlišuje dva, již dříve zmíněné, typy alarmujících volání těchto kočkodanů, která varují před orlem (*Stephanoaetus coronatus*) a před levhartem (*Panthera pardus*). Zoborožec umí rozlišovat tyto dva typy, přestože jeho predátorem je pouze orel a nikoliv levhart (Rainey a kol., 2004).

## 10. Závěr

	Referenční vokalizace			
	v antipredačním chování (označení typu predátora)	v potravním chování	v potravním chování ovlivněna preferencí nalezené potravy	v potravním chování ovlivněna množstvím nalezené potravy
vřešťan pláštík	+			
tamarin bělohubý		+	+	+
tamarin pinčí	+			
malpa hnědá		+		
malpa kapucínská		+	+?	+
titi zrzavý	+			
kosman běločelý		+		
chápan středoame.		+		
hulman ebenový	+			
kočkodani	+			
gueréza pláštík	+			
makak rhesus		+	+	
gibon	+			
šimpanz učenlivý	+	+	+	
šimpanz bonobo		+	+	-

*Tab. 1 Shrnutí schopností referenční vokalizace jednotlivých druhů primátů: zleva- schopnost referenční vokalizace v antipredačním chování; referenční vokalizace v potravním chování; referenční vokalizace v potravním chování, která je ovlivněna preferencí potravy; referenční vokalizace v potravním chování, která je ovlivněna množstvím nalezené potravy*

Ve své práci jsem se pokusila shrnout dosud známé informace týkající se referenční komunikace. Z popsanych studií je zřejmé, že shrnutí nebude snadné díky nerovnoměrnému zastoupení jednotlivých druhů v experimentech a pozorováních. Zatímco vědci zabývající se referenční vokalizací v antipredačním chování provedli řadu experimentů na kočkodanech, ve studiích schopnosti referenční vokalizace v potravním chování uskutečnili vědci experimenty spíše s ploskonosými primáty (*Platyrrhini*). Tyto poznatky shrnuji v tabulce 1, kde jsem se pokusila sumarizovat schopnost referenční vokalizace u jednotlivých druhů primátů.

Touto problematikou referenční komunikace bych se ráda dále zabývala během magisterského studia na katedře zoologie Univerzity Karlovy.

## 11. Seznam literatury

1. Altmann, S. A., 1967. *Social Communication among Primates*. University of Chicago Press, Chicago, 281-324
2. Arbib, M. A., 2005. From monkey-like action recognition to human language: An evolutionary framework for neurolinguistics. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 105–167
3. Arbib, M. A., Liebal, K., Pika, S., 2008. Primate Vocalization, Gesture, and Evolution of Human Language. *Current Anthropology*, 49, 1053-1076
4. Bugnyar, T., Kijne, M., Kotrschal, K., 2001. Food calling in ravens: are yells referential signals? *Animal behaviour*, 61, 949-958
5. Caine, N. G., Addington, R. L., Windfelder, T. L., 1995. Factors affecting the rates of food calls given by red-bellied tamarins. *Animal behaviour*, 50, 53-60
6. Cäsar, C., Byrne, R. W., Hoppitt, W., Young, R. J., Zuberbühler, K., 2012. Evidence for semantic communication in titi monkey alarm calls. *Animal Behaviour*, 84, 405-411
7. Clarke, E., Reichard, U. H., Zuberbühler, K., 2006. The syntax and meaning of wild gibbon songs. *PLoS One*, 1.1, e73
8. Clay, Z., Zuberbühler, K., 2009. Food-associated calling sequences in bonobos. *Animal Behaviour*, 77, 1387-1396
9. Crockford, C., Wittig, R. M., Mundry, R., Zuberbühler, K., 2012. Wild chimpanzees inform ignorant group members of danger. *Current Biology*, 22, 142-146
10. Davidson, R. J., 1992. Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion. *Brain and cognition*, 20, 125-151
11. Dawkins, R., Krebs, J. R., 1978. Animal signals: Information or manipulation? *Behavioural ecology: An evolutionary approach* 2, 282-309
12. de Waal, F. B. M., 1988. The communicative repertoire of captive bonobos compared to that of chimpanzees. *Behaviour*, 106, 183–251
13. Di Bitetti, M. S., 2003. Food-associated calls of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*) are functionally referential signals. *Behaviour*, 140, 565–592
14. Di Bitetti, M. S., 2005. Food-associated calls and audience effects in tufted capuchin monkeys, *Cebus apella nigrinus*. *Anim. Behav.*, 69, 911-919
15. \*DuBrul, E. L., 1976. Biomechanics of speech sounds. *Ann. New York Acad. Sci.*, 280, 631–642
16. Eisenberg, J. F., 1976. Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, *Ateles fusciceps robustus*, and related species. *Smithson. Contr. Zool.*, 213, 1-108
17. Ellefson, J. O., 1974. A natural history of white-handed gibbons in the Malayan peninsula. *Gibbon and siamang*, 2–143
18. Elowson, A. M., Tannenbaum, P. L., Snowdon, C. T., 1991. Food-associated calls correlate with food preferences in cotton-top tamarins. *Animal Behaviour*, 42, 931-937
19. Evans, C. S., 1997. Referential Signals. *Perspectives in Ethology*, 12, 99-143
20. Fitch, R. H., Miller, S., Tallal, P., 1997. Neurobiology of speech perception. *Annu. Rev. Neurosci.*, 20, 331–353
21. Fitch, W. T., 2000. The evolution of speech: a comparative review. *Trends in Cognitive Sciences*, 4 258–267
22. Fitch, W. T., Hauser, M. D., 2004. Computational Constraints on Syntactic Processing in a Nonhuman Primate. *Science*, 303, 377–380
23. Fitch, W. T., 2005. The evolution of language: a comparative review. *Biology and Philosophy*, 20, 193-203

24. Galaburda, A., Sanides, F., 1980. Cytoarchitectonic organization of the human auditory cortex. *J. Comp. Neurol.*, 190, 597–610
25. \*Gautier, J. P., 1971. Etude morphologique et fonctionnelle des annexes extra-laryngées des cercopithecinae; liaison avec les cris d'espacement. *Biol. Gabonica*, 7, 230–267
26. Geissmann, T., Orgeldinger, M., 2000. The relationship between duet songs and pair bonds in siamangs (*Hylobates syndactylus*). *Animal Behaviour*, 60, 805-809
27. Ghanzanfar, A. A., Takahashi, D. Y., Mathur, N. Fitch, W. T., 2012. Cineradiography of Monkey Lip-smacking Reveals Putative Precursors of Speech Dynamics. *Current Biology*, 22, 1176-1182
28. Ghazanfar, A. A., Hauser, M. D., 1999. The neuroethology of primate vocal communication: substrates for the evolution of speech. *Trends Cognit. Sci.*, 3, 377–384
29. Gil-da-Costa, R., Palleroni, A., Hauser, M. D., Touchton, J., Kelley, J. P., 2003. Rapid acquisition of an alarm response by a neotropical primate to a newly introduced avian predator. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 605-610
30. Gros-Louis, J., 2004a. The function of food-associated calls in white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*), from the perspective of the signaller. *Animal Behaviour*, 67, 431-440
31. Gros-Louis, J., 2004b. Responses of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) to naturalistic and experimentally presented food-associated calls. *Journal of Comparative Psychology*, 118, 396
32. Gyger, M., Marler, P., 1988. Food calling in the domestic fowl (*Gallus gallus*): the role of external referents and deception. *Animal Behaviour*, 36, 358-365
33. Harris, T. R., Fitch, W. T., Goldstein, L. M., Fashing, P. J., 2006. Black and White colobus monkey (*Colobus guereza*) roars as a source of both honest and exaggerated information about body mass. *Ethology*, 911– 920
34. Hauser, M. D., 1991. Sources of Acoustic Variation in Rhesus Macaque (*Macaca mulatta*) Vocalizations. *Ethology*, 89, 29-46
35. Hauser, M. D., Andersson, K., 1994. Left hemisphere dominance for processing vocalizations in adult, but not infant, rhesus monkeys: field experiments *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 91, 3946–3948
36. Hauser, M. D., Marler, P., 1993a. Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). 1. Socioecological factors. *Behavioral Ecology*, 4, 194–205
37. Hauser, M. D., Marler, P., 1993b. Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): II. Costs and benefits of call production and suppression. *Behavioral Ecology*, 4, 206-212
38. Hauser, M. D., Teixidor, P., Field, L., Flaherty, R., 1993c. Food-elicited calls in chimpanzees: effects of food quantity and divisibility. *Anim. Behav.*, 45, 817–819
39. Hauser, M. D., Chomsky, N., Fitch, W. T., 2002. The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve. *Science*, 298, 1569–1579
40. Heinrich, B., Marzluff, J. M., 1991. Do common ravens yell because they want to attract others? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 13-21
41. Hiiemae, K. M., Palmer, J. B., Medicis, S. W., Hegener, J., Jackson, B.S., Lieberman, D.E., 2002. Hyoid and tongue surface movements in speaking and eating. *Arch. Oral Biol.*, 47, 11– 27
42. Hobaiter, C., Byrne, R. W., 2011. The gestural repertoire of the wild chimpanzee. *Animal cognition*, 14, 745-767
43. Hohmann, G., Fruth, B., 1994. Structure and use of distance calls in wild bonobos (*Pan paniscus*). *International Journal of Primatology*, 15, 767–782

44. Hopkins, W. D., Tagliatalata, J. P. Leavens, D. A., 2007. Chimpanzees differentially produce novel vocalisations to capture the attention of a human. *Anim. Behav*, 73, 281–286
45. Chapman, C. A., 1988. Patch use and patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behaviour*, 150, 99-116
46. Chapman, C. A, Lefebvre, L., 1990. Manipulating foraging group size: spider monkey food calls at fruiting trees. *Anim. Behav.*, 39, 891-896
47. Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., 1988. Assessment of meaning and the detection of unreliable signals by vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 36, 477-486
48. Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., 1990. How monkeys see the world. Chicago University of Chicago Press
49. Janik, V. M., 2000. Food-Related Bray Calls in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings: Biological Sciences*, 267, 923-927
50. Janik, V. M., Slater, P. J. B., 1997. Vocal Learning in Mammals. *Advances in the Study of Behavior*, 26, 59-99
51. Janmaat, K. R. L., Byrne, R. W., Zuberbühler, K., 2006a. Evidence for a spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour*, 72, 797–807
52. Kaas, J. H., Hackett, T. A., 1998. Subdivisions of auditory cortex and levels of processing in primates. *Audiol. Neuro-otol.*, 3, 73–85
53. Kaas, J. H., Hackett, T. A., Tramo, M. J., 1999. Auditory processing in primate cerebral cortex. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 9, 164–170
54. Kimura, D., 1993. *Neuromotor Mechanisms in Human Communication*. Oxford University Press
55. King, S. L., Janik, V. M., 2013. Bottlenose dolphins can use learned vocal labels to address each other. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 13216-13221
56. Kitzmann, C. D., Caine, N. G., 2006: Validating the assumption that food calls attract groupmates. *Am. J. Primatol.* 68, 123
57. Kitzmann, C. D., Caine N. G, 2009. Marmoset (*Callithrix geoffroyi*) Food-Associated Calls are Functionally Referential. *Ethology*, 115, 439-448
58. Lemasson, A, Hausberger, M., 2011b. Acoustic variability and social significance of calls in female Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *Journal of the Acoustical Society of America*, 129, 3341-3352
59. Lemasson, A., Blois-Heulin, C., Jubin, R., Hausberger, M., 2006. Female social relationships in a captive group of Campbell's monkeys. *American Journal of Primatology*, 68, 1161-1170
60. Lemasson, A., Hausberger, M., 2004. Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell's monkeys. *Journal of Comparative Psychology*, 118, 347-359
61. Lemasson, A., Ouattara, K., Petit, E. J., Zuberbühler, K., 2011a. Social learning of vocal structure in a nonhuman primate? *BMC Evolutionary Biology*, 11, 362-368
62. Lieberman, P., Klatt, D. H., Wilson, W. H., 1969. Vocal tract limitations on the vowel repertoires of rhesus monkeys and other nonhuman primates. *Science*, 164, 1185–1187
63. Lieberman, P., 1984. *The Biology and Evolution of Language*. Harvard University Press
64. Luria, A., 1982. *Language and cognition*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts
65. MacNeilage P. F., 2008. *The Origin of Speech*. Oxford University Press
66. Manser, M. B., Seyfarth, R. M, Cheney, D. L., 2002. Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *Trends in Cognitive Sciences*, 6, 55-57
67. Murphy, D., Lea, S. E., Zuberbühler, K., 2012. Male blue monkey alarm calls encode predator type and distance. *Animal Behaviour*,
68. \*Negus, V. E., 1949. *The Comparative Anatomy and Physiology of the Larynx*, Hafner, Pub. Co.

69. Ohala, J. J., 1984. An ethological perspective on common cross-language utilization of voice. *Phonetica*, 41, 1–16
70. Ouattara, K., Zuberbühler, K., N'goran, E. K., Gombert, J. E., & Lemasson, A., 2009. The alarm call system of female Campbell's monkeys. *Animal Behaviour*, 78, 35-44
71. Papworth, S., Böse, A. S., Barker, J., Schel, A. M., Zuberbühler, K., 2008. Male blue monkeys alarm call in response to danger experienced by others. *Biology letters*, 4, 472-475
72. Pika, S., Mitani, J. C., 2006. Referential gesturing in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Current Biology*. 16, 191–92
73. Rainey, H. J., Zuberbühler, K., Slater, J. B., 2004. Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *The Royal Society*, 271, 755-759
74. Rander C., 2006. Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Ethology*, 112, 411-416
75. Redshaw, M., Locke, K., 1976. The development of play and social behaviour in two lowland gorilla infants. *Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust*, 71–86.
76. Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., 2010. Production, usage, and comprehension in animal vocalisations. *Brain Lang.*, 115, 92–100
77. Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Marler, P. 1980b. Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, 210, 801-803
78. Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Marler, P., 1980a. Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Anim. Behav.*, 28, 1070-1094
79. Schel, A. M., Candiotti, A., Zuberbühler, K., 2010. Predator-detering alarm call sequences in *Guereza colobus* monkeys are meaningful to conspecifics. *Animal Behaviour*, 80, 799-808
80. Schel, A. M., Tranquilli, S., Zuberbühler, K., 2009. The alarm call system of two species of black-and-white colobus monkeys (*Colobus polykomos* and *Colobus guereza*). *Journal of Comparative Psychology*, 123, 136
81. Slocombe, K. E., Zuberbühler, K., 2005. Functionally referential communication in a chimpanzee. *Current Biology*, 15, 1779–1784
82. Slocombe, K. E., Zuberbühler, K., 2006. Food-associated calls in chimpanzees: responses to food types or food preferences? *Animal Behaviour*, 72, 989-999
83. Snowdon, C. T., Hausberger, M., 1997. *Social influences on vocal development* Cambridge: Cambridge University Press
84. Sproul, C., Palleroni, A., Hauser, M. D., 2006. Cottontop tamarin, (*Saguinus oedipus*), alarm calls contain sufficient information for recognition of individual identity. *Animal behaviour*, 72, 1379-1385
85. Stephan, C., Zuberbühler, K., 2008. Predation increases acoustic complexity in primate alarm calls. *Biology letters*, 4, 641-644
86. Struhsaker, T. T., 1967. Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) *Social communication among primates*, 281-324
87. Taglialatela, J. P., Reamer, L., Schapiro, S. J., Hopkins, W. D., 2012. Social learning of a communicative signal in captive chimpanzees. *Biology Letters*, 8, 498-201
88. Tomasello, M., Call, J., Hare. B., 2003. Chimpanzees understand psychological states: The question is which ones and to what extent? *Trends in Cognitive Sciences*, 7,153–156
89. Tomasello, M., Call, J., Warren, J., Frost T., Carpenter, M., Nagell, K., 1997. The ontogeny of chimpanzee gestural signals. *Evolution of communication*, 1, 223-259
90. Van Krunkelsven, E., Dupain, J., Van Elsacker, L., Verheyen, R. F., 1996. Food calling by captive bonobos (*Pan paniscus*): an experiment. *International Journal of Primatology*, 17, 207–217
91. van Shaik, C. P., van Noordwijk, M. A., Warsono, B., Sutriyono, E., 1983. Party size and early detection of predators in Sumatran forest primates. *Primates*, 24, 211-221

92. van Schaik C. P, van Noordwijk M. A., 1989. The special role of male cebus monkeys in predation avoidance and its effect on group composition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24, 265–276
93. Vančata, V., 2002. *Primatologie* 1. díl
94. Vančata, V., 2003. *Primatologie* 2. díl
95. Wich, S. A., de Vries, H., 2006. Male monkeys remember which group members have given alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 735-740
96. Wollberg, Z., Newman, J. D., 1972. Auditory cortex of squirrel monkeys: response properties of single cells to species-specific vocalizations. *Science* 175, 212–214