



ลักษณะของครอบครัวจะมีสีขาวที่ประกอบด้วยสมาชิก 4-6 ตัว ซึ่งมี ตัวผู้เต็มวัย ตัวเมียเต็มวัย และอาจมีลูก 1-4 ตัว ในภาพประกอบด้วย พ่อ (สีขาว) และแม่ (สีดำ ด้านล่าง) ภาพโดย: กุลพัฒน์ ศรีสัมพันธ์

# การพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนี: ปฏิสัมพันธ์และพฤติกรรมที่เปลี่ยนแปลง

ดร.จันทรเพ็ญ ศรีลัมพ์

หลักสูตรชีววิทยาเชิงอนุรักษ์

มหาวิทยาลัยมหิดล วิทยาเขตกาญจนบุรี

วารศึกษา

Primate Studies

## Social Development in Young Gibbons: How Interaction & Behavior Have Changed

Chanpen Saralamba, Ph.D.

Conservation Biology Program,  
Mahidol University Kanchaburi Campus

chanpen.sar@mahidol.ac.th



## บทคัดย่อ

พัฒนาการทางสังคมของลูกสัตว์เกิดขึ้นในช่วงวัยต่าง ๆ กัน เกิดได้จากการเรียนรู้ผ่านการสังเกตและปฏิสัมพันธ์กับสมาชิกในครอบครัวและต่างครอบครัว จากการศึกษาที่ผ่านมา มีการศึกษาการพัฒนาการของสัตว์ในกลุ่มไพรเมตเป็นจำนวนมาก แต่การพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนีกลับได้รับความสนใจและมีการตีพิมพ์น้อย ซึ่งอาจมาจากเหตุผลที่ชะนีอาศัยอยู่บนเรือนยอดซึ่งยากต่อการติดตามและสังเกตพฤติกรรม ดังนั้นในบทความปริทัศน์นี้ ผู้เขียนจึงมีเป้าหมายที่จะเรียบเรียงงานวิจัยที่เกี่ยวข้องกับพฤติกรรมทางสังคมที่ปรากฏเด่นชัดและพัฒนาไปตามช่วงวัยของลูกชะนีตั้งแต่วัยทารกถึงวัยหนุ่มสาว เริ่มต้นผู้เขียนได้พูดถึงการพัฒนาการทางสังคมของลูกสัตว์ และพุ่งเป้าไปที่ลูกชะนีวัยทารก ซึ่งมีปฏิสัมพันธ์กับแม่เป็นหลัก เมื่อลูกชะนีก้าวเข้าสู่วัยเด็กจะมีปฏิสัมพันธ์กับสมาชิกตัวอื่นในครอบครัวมากขึ้น รวมทั้งวัยเดียวกันจากครอบครัวอื่นผ่านพฤติกรรมการเล่น เมื่อเข้าสู่วัยรุ่นและหนุ่มสาว ลูกชะนีจะแยกตัวจากครอบครัวมากขึ้น และเริ่มแสดงพฤติกรรมทางสังคมที่คล้ายชะนีเต็มวัยและมีปฏิสัมพันธ์กับครอบครัวอื่นผ่านพฤติกรรมปกป้องอาณาเขต และการร้อง เพื่อสร้างโอกาสในการหาคู่ ถึงแม้ว่าเราจะมิงงานวิจัยที่เกี่ยวข้องกับการพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนี แต่งานวิจัยเชิงปริมาณที่ต้องใช้เวลาเก็บข้อมูลอย่างต่อเนื่อง และมีรายละเอียดของจุดเปลี่ยนในแต่ละช่วงวัยนั้นยังมีความสำคัญไม่เพียงแต่ให้นักวิจัยเข้าใจพื้นฐานของชะนีในเชิงวิวัฒนาการเท่านั้น แต่ความรู้นี้ยังสามารถนำมาปรับใช้ในการอนุรักษ์ชะนีในกรงเลี้ยงและพื้นที่ธรรมชาติ

**คำสำคัญ:** การพัฒนาการทางสังคม, สัตว์ในวงศ์ชะนี, ปฏิสัมพันธ์ทางสังคม, พฤติกรรมเป็นมิตร, พฤติกรรมก้าวร้าว

## Abstract

The social development of young animals occur at different ages from learning through observation and interaction with family members and other families. There have been many studies of social development in many primates,

including macaques and chimpanzees. However, such a social development in small primates such as gibbons has received little attention. It may be because the gibbons live on the canopy, which is difficult to observe their swift behavior. In this review, I compiled research articles related to social development and distinct social behaviours of gibbons from infancy to subadult. Here, I discussed the social development of young animals by focusing on the infants of gibbons, which closely interact with their mothers. As infant gibbons become juvenile, they will interact more with other family members by preferentially playing with their siblings and peers. When the infants change their age class to young adults, they are more isolated from their families. They begin to exhibit social behaviours similar to adult gibbons and interact with other families through territorial defences and vocalizations to help them find potential mates and form their own territories in the future. Even with many researches related to the social development of gibbons, long term research for quantitative analyses still needed. The details of the turning points at each age enable researchers to understand the evolutionary basis of gibbons and their application for gibbon conservation in captivity and wild population.

**Keywords:** Social Development, Hylobatids, Social interaction, Affiliative Behavior, Agonistic Behavior

## บทนำ

การพัฒนาการทางสังคม (Social Development) ของลูกสัตว์มีความสำคัญที่จะทำให้ลูกสัตว์ชนิดนั้นเติบโต มีชีวิตรอด และสืบพันธุ์ต่อไปได้ สัตว์จะมีการพัฒนาการทางสังคมอย่างต่อเนื่อง โดยขึ้นกับช่วงเวลาที่เหมาะสมและการได้รับการกระตุ้นจากสิ่งแวดล้อมของลูกสัตว์แต่ละตัวอย่างจำเพาะเจาะจง ปัจจัยที่เป็นตัวกระตุ้นพัฒนาการก็คือการมีปฏิสัมพันธ์กับ



สมาชิกตัวอื่น ๆ ในครอบครัวและสังคม พัฒนาการนี้จะผ่านการเรียนรู้ที่ได้มาจากการสังเกต (Observation) และการมีปฏิสัมพันธ์กับสัตว์ตัวอื่น ๆ (Social Interaction) (Clutton-Brock 2016; Burns, Dooley, and Judge 2011) ในสัตว์สังคมต่างชนิดกันจะมีรูปแบบโครงสร้างทางสังคม (Social Organization) ที่แตกต่างกันย่อมทำให้เกิดการเรียนรู้และมีปฏิสัมพันธ์ที่แตกต่างกันออกไป โดยเฉพาะสัตว์ในอันดับไพรเมต (Primates) ที่มีรูปแบบการรวมกลุ่มทางสังคมที่หลากหลายมาก ตั้งแต่การอยู่อย่างสันโดษเกือบตลอดช่วงชีวิตยกเว้นช่วงเวลาเลี้ยงลูก และการจับคู่ผสมพันธุ์ในอูรังอุตัง (Wich et al. 2004) การอยู่เป็นกลุ่มสังคมขนาดกลางที่มีจำนวนสมาชิกประมาณ 5-45 ตัว ในลิงโลกใหม่ไปจนถึงการอยู่ร่วมกันเป็นกลุ่มสังคมขนาดใหญ่ที่มีสมาชิกในฝูงเป็นจำนวนมากและมีการแบ่งลำดับชั้นทางสังคมอย่างชัดเจน เช่น ในกลุ่มลิงโลกเก่า (*Macaca spp.*) (Campbell et al. 2007) หรือใน Chimpanzee (Itani and Suzuki 1967) ซึ่งเป็นสัตว์ที่มีความฉลาดใกล้เคียงกับมนุษย์มากที่สุด

ปัจจุบันมีรายงานการศึกษาพัฒนาการและพฤติกรรมทางสังคมของสัตว์กลุ่มไพรเมตจำนวนมาก ความรู้จากการศึกษาวิจัยนอกจากจะใช้ประโยชน์เพื่อสร้างความเข้าใจเกี่ยวกับพัฒนาการทางสังคมของมนุษย์ในเชิงเปรียบเทียบ แล้วยังนำความรู้ความเข้าใจเกี่ยวกับไพรเมตที่ศึกษานั้นไปประยุกต์ใช้เพื่อการอนุรักษ์ ทั้งในกรงเลี้ยง หรือการวางแผนปล่อยคืนสู่ธรรมชาติ เมื่อเราลองใช้คำสำคัญ เช่น “Social Development in Primates” สืบค้นจากฐานข้อมูลงานวิจัย Scopus เราจะอยู่ท่ามกลางทะเลของผลงานวิจัยในกลุ่มลิงโลกเก่า (*Macaca spp.*) Chimpanzee และ Bonobo (*Pan spp.*) อาจเนื่องมาจากไพรเมตในกลุ่มลิงโลกเก่ามีการกระจายและปรับตัวอาศัยในถิ่นที่อยู่อาศัยต่าง ๆ ได้เกือบทั่วโลก ในขณะที่ชิมแปนซีมีความฉลาด และนักวิจัยชอบใช้เป็นโมเดลในการเปรียบเทียบกับมนุษย์ในการศึกษาด้านพฤติกรรม ไพรเมตทั้งสองกลุ่มนี้ มีความคล้ายคลึงกันในแง่มีโครงสร้างทางสังคมที่ซับซ้อน มีการแบ่งลำดับชั้นทางสังคม (Dominant hierarchy) จึงมีความน่าสนใจในการศึกษาเรื่องปฏิสัมพันธ์ทางสังคม และยังอาศัยบนพื้นส่วนใหญ่ทำให้ง่ายต่อการเฝ้าสังเกต รวมทั้งการศึกษาพัฒนาการทางสังคมมักถูกศึกษาควบคู่ไปกับพัฒนาการด้านร่างกาย ซึ่งมีการศึกษาทั้งในกรงเลี้ยง สวนสัตว์ และศูนย์ศึกษาไพรเมตในประเทศต่าง ๆ แต่เมื่อสืบค้นรายงานการศึกษาค้นคว้าพัฒนาการทางสังคม

ของกลุ่มชะนี (Hylobatids) ซึ่งเป็นไพรเมตที่มีความโดดเด่นในภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ทางตะวันออกของอินเดีย และทางตอนใต้ของจีนแล้ว มีการศึกษาด้านพฤติกรรมโดยเฉพาะ การพัฒนาการทางสังคมอยู่น้อยเมื่อเทียบกับไพรเมตสองกลุ่มข้างต้น

ชะนีเป็นสัตว์ที่อาศัยเป็นกลุ่มสังคมขนาดเล็ก ประกอบด้วยสมาชิกเฉลี่ย 4 ตัว แต่กลุ่ม อาจมีได้ตั้งแต่ 2-6 ตัว ซึ่งขนาดครอบครัวขนาดเล็กอาจทำให้การพัฒนาการทางสังคมนั้นมีน้อย และเห็นไม่ชัดเจนเท่าในไพรเมตกลุ่มอื่น ๆ ประกอบกับชะนีเป็นสัตว์ที่อาศัยอยู่บนเรือนยอด เกือบตลอดเวลา (Brockelman 1984) และระดับความสูงของเรือนยอดในถิ่นที่อยู่อาศัยของ ชะนีแต่ละชนิดก็แตกต่างกัน เช่น ชะนีมือขาว (*Hylobates lar*) ในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ อาศัยอยู่ที่ความสูงประมาณ 25 เมตร (Brockelman and Nathalang 2017) ในขณะที่ชะนี ลูกผสมระหว่างชะนีมือดำและชะนีมุลเลอร์ (*Hylobates agilis x mülleri*) บนเกาะบอร์เนียว อาศัยที่ความสูงประมาณ 40-60 เมตร (McConkey 1999) ชะนีบางชนิดมีถิ่นที่อยู่อาศัยที่เข้าถึง และติดตามได้ยาก เช่น ถิ่นที่อยู่อาศัยแบบเขาหินปูนของชะนีแก้มขาว (*Nomascus nasutus*) (Fan et al. 2013) ถิ่นที่อยู่อาศัยแบบป่าดิบเขาของชะนีคิ้วขาวสกายวอล์คเกอร์ (*Hoolock tianxing*) ซึ่งมีระดับความสูงจากระดับน้ำทะเลถึง 2300 เมตร (Fan et al. 2017) ด้วยปัจจัย เหล่านี้จึงเป็นการยากสำหรับนักวิจัยที่จะเฝ้าสังเกตและติดตามพฤติกรรมของชะนีที่มีปฏิสัมพันธ์ ระหว่างครอบครัวบนชั้นเรือนยอด และพฤติกรรมเหล่านั้นเกิดขึ้นอย่างรวดเร็ว นอกจากนี้ ชะนีเป็นสัตว์ที่มีช่วงชีวิต (Life span) ที่ยาวนาน การศึกษาพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนี จึงมีความจำเป็นต้องเก็บข้อมูลระยะยาวอย่างต่อเนื่องไม่น้อยกว่า 10 ปี เพื่อให้มีตัวอย่างที่เป็นตัวแทนของประชากรชะนี และข้อมูลพฤติกรรมมากเพียงพอ

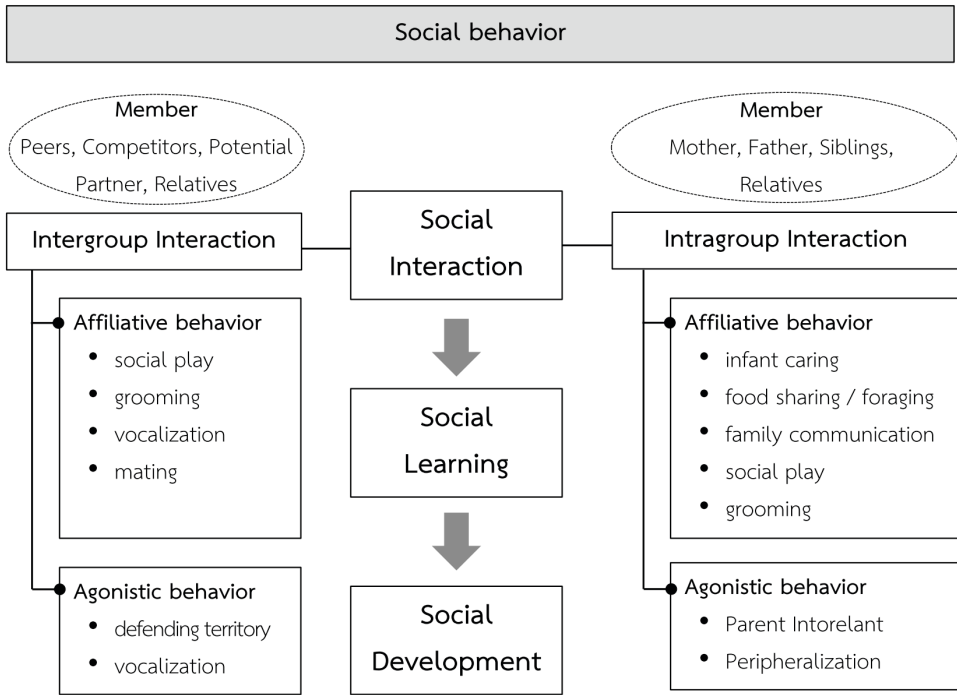
ด้วยเหตุนี้จึงเป็นเรื่องท้าทายสำหรับผู้เขียนอย่างมากที่จะแสดงให้เห็นลำดับเรื่องราว ของพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนีที่เกิดขึ้นในครอบครัว แต่ผู้เขียนจะนำเสนออย่างไรเมื่อ งานวิจัยโดยตรงที่กล่าวถึงพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนีมีน้อย มีเพียงงานวิจัยที่แสดงการ เปลี่ยนแปลงพฤติกรรมของลูกชะนีในวัยต่าง ๆ ซึ่งศึกษาในสวนสัตว์เป็นส่วนใหญ่ (Burns, Dooley, and Judge 2011; Burns and Judge 2016; Cheyne 2010) ผู้เขียนมีความสนใจ

เรื่องพฤติกรรมของลูกชะนีจากประสบการณ์ที่เฝ้าสังเกตโดยตรง ซึ่งเห็นถึงพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนี จึงทำให้ผู้เขียนต้องการเสนอบทความปริทัศน์ที่เชื่อมโยงลำดับพัฒนาการทางสังคมที่เกิดขึ้นในลูกชะนี โดยจะนำงานวิจัยที่เกี่ยวข้องกับพฤติกรรมต่าง ๆ ที่มีอยู่ของลูกชะนีมาเรียบเรียงให้ผู้อ่านเห็นลำดับของพฤติกรรมเด่นในแต่ละช่วงวัยตั้งแต่วัยทารก (Infant) ไปจนถึงวัยหนุ่มสาว (Subadult)

โดยบทความนี้จะครอบคลุมเนื้อหาที่แสดงให้เห็นว่ากระบวนการที่ก่อให้เกิดการพัฒนาการทางสังคมต้องมาจากการเรียนรู้ทางสังคม (Social learning) ซึ่งการเรียนรู้จะเกิดขึ้นได้ต้องมาจากการสังเกตและปฏิสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นกับสมาชิกตัวอื่น ๆ ในครอบครัว ได้แก่ แม่ พ่อ พี่ น้อง หรือเครือญาติอื่น และนอกครอบครัว (Clutton-Brock 2016) ปฏิสัมพันธ์นั้นเกิดขึ้นทั้งภายในกลุ่ม (Intragroup Interaction) และระหว่างกลุ่ม (Intergroup interaction) (Bartlett 2003b) ส่วนใหญ่ปฏิสัมพันธ์จะเป็นแบบเกื้อกูลหรือสนับสนุนกัน (Affiliation behavior) ผ่านพฤติกรรมการกินอาหาร (Foraging, food sharing) การเล่น (Playing) และพฤติกรรมดูแลทำความสะอาดขน (Grooming) เป็นต้น นอกจากปฏิสัมพันธ์ภายในกลุ่มครอบครัวแล้ว ระหว่างการเติบโตลูกชะนีมีโอกาที่จะมีปฏิสัมพันธ์ระหว่างกลุ่ม ทั้งในด้านที่เป็นพฤติกรรมเกื้อกูลหรือสนับสนุนกัน หรือพฤติกรรมก้าวร้าว (Agonistic Behavior) และพฤติกรรมกร้อง (Vocalization) ที่แสดงให้เห็นว่าลูกชะนีอย่างเข้าสู่วัยรุ่นและวัยเจริญพันธุ์ เพื่อสร้างโอกาสในการจับคู่ผสมพันธุ์

ในตอนท้ายของบทความผู้เขียนต้องการนำเสนอข้อจำกัดในการศึกษาเรื่องพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนี และเสนอแนวทางที่เกี่ยวข้องกับการพัฒนาการด้านต่าง ๆ ของลูกชะนีที่จะสามารถสร้างเป็นองค์ความรู้ และนำมาประยุกต์ใช้ในการอนุรักษ์ชะนีต่อไป





ภาพที่ 1 แผนภาพแสดงความเชื่อมโยงของพฤติกรรมทางสังคมภายในและภายนอกครอบครัวของชะนีที่กระตุ้นให้เกิดการพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนี

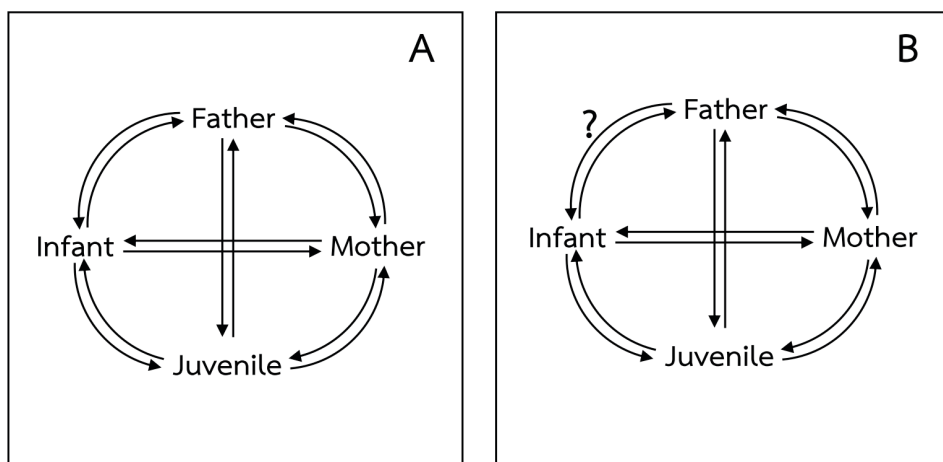
## ปฏิสัมพันธ์ทางสังคม (Social Interaction)

ชะนีมีลักษณะโครงสร้างสังคมขนาดเล็ก ประกอบกันอย่างน้อย 2 ตัว ได้แก่ เพศผู้และเพศเมียเต็มวัย และขนาดของครอบครัวจะขยายเพิ่มมากขึ้นเมื่อมีลูก และอาจมีลูกที่อยู่แตกต่างกันได้ถึง 4 ตัว โดยชะนีเป็นสัตว์ที่มีอายุยืนและในช่วงชีวิตอาจมีลูกมากได้ถึง 7 ตัว และลูกแต่ละตัวอายุห่างกันประมาณ 24-46 เดือน ซึ่งอาจมีความแปรผันต่างกันไปในชะนีแต่ละชนิดพันธุ์ แต่ไม่แตกต่างกันมาก (Brockelman et al. 1998; Burns and Judge 2016; O'Brien and Kinnaird 2011) โดยช่วงวัยของชะนีในชะนีมือขาวสามารถแบ่งช่วงได้ดังตารางที่ 1

ตารางที่ 1 แสดงช่วงอายุของชะนีและลักษณะสำคัญที่ปรากฏในแต่ละช่วงวัย

อายุ (ปี)	ช่วงวัย	ลักษณะ
0-2	ทารก (Infant)	เกาะที่อกแม่หรือพ้อตลอดเวลาระหว่างการเคลื่อนที่
2-5	วัยเด็ก (Juvenile)	เคลื่อนที่อย่างอิสระ ขนาดตัวเล็กและมักเคลื่อนที่ตามแม่
5-8	วัยรุ่น (Adolescent)	ขนาดตัวใหญ่ขึ้นแต่ยังไม่โตเต็มที่
8-แยกจากครอบครัว	วัยหนุ่ม-สาว (Subadult)	โตเต็มที่แต่ยังอาศัยในอาณาเขตของพ้อแม่
> 8 และแยกจากครอบครัว	ชะนีโตเต็มวัย (Adult)	มีอาณาเขตเป็นของตัวเอง จับคู่และร้องประสานเสียง

ในครอบครัวขนาดเล็กของชะนีจำนวนปฏิสัมพันธ์ระหว่างสมาชิกในครอบครัว อาจคำนวณได้จากสมการอย่างง่าย  $\frac{N(N-1)}{2}$  (Carpenter 1940) เมื่อจำนวนสมาชิกในครอบครัวเพิ่มขึ้น จำนวนคู่ของปฏิสัมพันธ์ก็จะเพิ่มขึ้นไปด้วย ถ้าในครอบครัวมีสมาชิก 3 ตัว คือ พ้อแม่ และลูก ปฏิสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นจะมีแค่ 3 คู่ ซึ่งง่ายต่อการศึกษา หากสมาชิกเพิ่มเป็น 4 ตัว ปฏิสัมพันธ์ก็จะเพิ่มเป็น 6 คู่ ซึ่งปฏิสัมพันธ์ของพฤติกรรมใดพฤติกรรมหนึ่งก็จะส่งผลต่อพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนี และปฏิสัมพันธ์นั้นในแต่ละคู่ของสมาชิกอาจมีน้ำหนักไม่เท่ากัน ขึ้นอยู่กับวัยและพฤติกรรม หรือหากในช่วงกรอบเวลาที่ศึกษามีจำกัดนักวิจัยอาจไม่พบปฏิสัมพันธ์ของบางคู่เลย เช่น พ้อชะนีและลูกวัยทารก (ภาพที่ 2)



ภาพที่ 2 แผนภาพแสดงปฏิสัมพันธ์ทางสังคมที่เกิดขึ้นในครอบครัวระยะนี้ในทางทฤษฎี (A) และปฏิสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นจริงในกรอบเวลาที่ศึกษา (B) ซึ่งอาจไม่ปรากฏขึ้นระหว่างพ่อระยะนี้และลูกวัยทารกเลย

### การก: จุดเริ่มต้นของพัฒนาการทางสังคม (Infant: The onset of social development)

ระยะนี้วัยทารก (อายุ 0-2 ปี) จะมีปฏิสัมพันธ์กับแม่ระยะนี้เป็นหลัก ถึงแม้ว่าลูกระยะนี้แรกคลอด จะไม่ได้รับความสนใจจากแม่ระยะนี้มากนัก (Ellefson 1974) และจากสังเกตโดยตรงของผู้เขียน ลูกระยะนี้ที่อายุประมาณ 2 สัปดาห์จะมีความสามารถเกาะที่ท้องของแม่และดูดนม แต่แม่ระยะนี้จะไม่ค่อยให้ความสนใจมากในแง่ของการพุง หรือระวังในระหว่างการเคลื่อนที่บนเรือนยอดและระหว่างกินอาหาร ลูกระยะนี้วัยทารกจะเกาะติดกับแม่ตลอดเวลาและมีพฤติกรรมใกล้เคียงได้แก่ ดูนม การได้รับการดูแลทำความสะอาดขน การเกาะ และมีประสบการณ์ในการเคลื่อนที่ไปพร้อมกับแม่ แม้บางครั้งอาจเจอสถานการณ์ที่น่าหวาดเสียวบ้างเมื่อแม่เคลื่อนที่อย่างว่องไว กระโดดสูงบน ชั้นเรือนยอด จากการศึกษาในชะนีมือขาว (*Hylobates lar*) (Ellefson 1974) และในชะนีคิ้วขาว (*Bunopithecus hoolock hoolock*) (Ahsan 2004) ลูกระยะนี้จะใช้เวลาเกาะอกแม่อยู่ตลอดเวลา ระยะนี้อายุประมาณ 4-6 เดือน จะเริ่มหัดเคลื่อนที่ด้วยตนเองเวลาแม่พักบนต้นไม้ และจะเคลื่อนที่ได้ อย่างไม่อิสระเมื่อถึงเวลาหย่านม (Weaning) ลูกระยะนี้จะเลิกนอนกับแม่เมื่ออายุประมาณ 2-2.5 ปี ในระยะนี้เกือบทุกชนิด แม่จะเป็นผู้พาลูกระยะนี้ไปยังที่ต่าง ๆ แต่ในระยะนี้ดำใหญ่ (*Symphalangus syndactyles*) พบว่าพ่อระยะนี้มีบทบาทช่วยเลี้ยงลูกระยะนี้ที่อายุประมาณ 10-21 เดือน ซึ่งเกาะ



และเคลื่อนที่ไปกับพ่อแทนแม่ คาดว่าลูกชะนีดำใหญ่วัยทารกตอนปลายอาจมีน้ำหนักมากเกินไปกว่าที่แม่จะอุ้มไหว (Lappan 2008)

เมื่อลูกชะนีอายุมากขึ้น (อายุประมาณ 4 เดือน) ลูกชะนีจะเริ่มฝึกกินอาหารหลักอย่างอื่นควบคู่ไปกับการดูดนม โดยลูกชะนีสั่งเกตเห็นแม่และสมาชิกตัวอื่น ๆ ในครอบครัวระหว่างที่กินผลไม้ นอกจากนี้ลูกชะนียังเรียนรู้ได้จากเสียงร้องเบา ๆ ที่มาจากสมาชิกในกลุ่มที่บ่งบอกขณะที่เจอและกินอาหารที่ชอบ (Clarke, Reichard, and Zuberbühler 2015; Ellefson 1974) เมื่อลูกชะนีได้สังเกตและได้ลองกินอาหาร ไม่เพียงเป็นพัฒนาการทางร่างกายของตนเอง แต่มีพัฒนาการทางสังคมเริ่มต้นด้วย จากการศึกษาชะนีมือขาวหรือชะนีธรรมดา (*H. lar*) ที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ พบว่าลูกชะนีในวัยทารกแสดงพฤติกรรมขออาหาร (Begging) จากแม่ในขณะที่แม่กำลังกินผลไม้อยู่ ซึ่งสามารถพบได้ในลูกชะนีมือขาว (Nettelbeck 1998) และลูกชะนีขาว (*Hylobates molock*) (Yi et al. 2020) โดยการดังกิ่งที่มีผลไม้จากมือแม่ หรือใช้มือเอื้อมหยิบจับชิ้นส่วนของผลไม้ใบไม้ที่แม่กัดออกเป็นชิ้นแล้ว และแม่ยอมให้ลูกชะนีได้ลองผลไม้หรือใบไม้ชิ้น (Food sharing) (ภาพที่ 3) พฤติกรรมทั้งคู่นี้จะช่วยให้ลูกชะนีวัยทารกได้เรียนรู้และแยกแยะอาหารที่กินได้และไม่ได้ นอกจากนี้ช่วงเวลาเกือบทั้งหมดที่ลูกชะนีทารกใช้กับแม่แล้ว ในชะนีและไพรเมตหลายชนิดพบว่าแม่จะเป็นผู้พาลูกวัยนี้ไปพบและมีปฏิสัมพันธ์กับสมาชิกตัวอื่น ๆ ในครอบครัวด้วย ได้แก่ พ่อ หรือ พี่ ในระหว่างช่วงเวลาที่พักผ่อนของครอบครัว หรือช่วงเวลาทำความสะอาดขน (grooming) แม่อาจยอมให้ลูกที่โตกว่าเข้ามาสำรวจและเล่นกับน้องโดยแม่จะคอยเฝ้าสังเกตว่าการเล่นรุนแรงแค่ไหนที่ยอมให้พี่เล่นกับน้องได้ และไม่เป็นอันตราย (Ellefson 1974) (อุทัย 2532) มีการศึกษาบทบาทของแม่สัตว์ที่แสดงพฤติกรรมที่เอื้อให้ลูกได้มีการเรียนรู้ รู้จักครอบครัว และสังคมของตัวเองในไพรเมตหลายชนิดซึ่งพฤติกรรมเหล่านี้ของแม่เรียกว่า “Social facilitation” (Maestripietri 1995, 2018)



ภาพที่ 3 ภาพของแม่ชะนีมีมือขาในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่แบ่งชิ้นส่วนของผลไม้ (*Platyrrhini macrocarpa*) ให้กับลูกชะนีวัยทารกที่แสดงความสนใจและร้องขออาหาร (Begging) ภาพถ่าย: กุลพัฒน์ ศรีลัมพ์

### ชะนีวัยเด็ก: ช่วงเวลาของการเล่น (Juvenile: The age of playing)

ในช่วงวัยทารกแม่ชะนีจะเป็นผู้ที่มีบทบาทต่อพัฒนาการทั้งด้านร่างกายและพฤติกรรม และการเรียนรู้ในสังคมมากที่สุด แต่เมื่อลูกชะนีย่างเข้าสู่วัยเด็ก (2-5 ปี) พัฒนาการทางสังคมของลูกจะเริ่มเปลี่ยนแปลงและเริ่มมีปฏิสัมพันธ์กับสมาชิกตัวอื่น ๆ ในครอบครัวมากขึ้น เพราะเมื่อเข้าสู่วัยเด็กลูกชะนีจะเคลื่อนที่ไปบนชั้นเรือนยอดได้อย่างอิสระ แม้ในช่วงเริ่มต้นของการเปลี่ยนวัยลูกชะนียังมักจะเคลื่อนที่ตามแม่เป็นหลักเพื่อศึกษาเส้นทางในการหาอาหารและรู้จักบ้านของตัวเอง แต่ระหว่างหยุดพักลูกชะนียังจะเริ่มมีปฏิสัมพันธ์กับตัวอื่น ในครอบครัวที่มีลูกชะนีตัวแรก ลูกก็จะมีปฏิสัมพันธ์กับพ่อรองจากแม่ ซึ่งพฤติกรรมที่เด่นชัดในวัยนี้คือการเล่น (Playing) (Bartlett 2003b; Burns, Dooley, and Judge 2011) แม้ว่าชะนีโตเต็มวัยจะไม่แสดงพฤติกรรมการเล่นมาก แต่พ่อชะนียังไม่ปฏิเสธลูกในการร่วมมือและมีปฏิสัมพันธ์ทางสังคมกับลูกผ่านการเล่น

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม พฤติกรรมการเล่นสำคัญกับสัตว์วัยเด็ก (Juvenile) ซึ่งรูปแบบการเล่นจะแตกต่างกัน ช่วงเวลาที่ใช้เล่นต่อรอบก็แตกต่างกัน (Clutton-Brock 2016) ถึงแม้พฤติกรรมการเล่นจะเป็นพฤติกรรมที่ใช้พลังงานเป็นอย่างมาก แต่พฤติกรรมการเล่นมีหน้าที่ที่สำคัญในสัตว์สังคม (Bekoff 1972) อันดับแรกการเล่นจะช่วยให้สัตว์วัยเด็กสร้างความสัมพันธ์ทางสังคมที่ใกล้ชิดกันมากขึ้น หรือช่วยพัฒนาทักษะที่จำเป็นต่าง ๆ ให้ลูกสัตว์ เช่น ทักษะการต่อสู้ที่จำเป็นต่อไปในอนาคต แนวคิดนี้เกิดขึ้นในสัตว์กลุ่มไพรเมต (Primate) เช่นเดียวกับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอื่น ๆ โดยรูปแบบของ Social Play ในไพรเมตแต่ละชนิด อาจมีรายการพฤติกรรมได้หลายรูปแบบขึ้นอยู่กับโครงสร้างทางสังคม หรือถิ่นที่อยู่อาศัย เมื่อไม่นานมานี้มีรายงานการวิจัยที่พบรูปแบบใหม่ของการเล่นน้ำของกลุ่มลูกลิงวอก ซึ่งประกอบด้วยกรว่ายน้ำและดำน้ำ (Arre and Horschler 2021) หรือการเล่นน้ำของกอริลลา (Costa et al. 2019) ซึ่งรูปแบบการเล่นก็จะแตกต่างกันไปจากไพรเมตอื่น ๆ รูปแบบการเล่นของชนิดที่มีต่อกันระหว่างพี่น้องจะแสดงออกมาเป็นชุดได้แก่ การดึงขา ดึงแขน กระชาก เตะ ถีบ กอด ปล้ำ ผลัก กัด โหนไล่ หรือกระโดดใส่ (Bartlett 2003a; Ellefson 1974)

ลูกชนิดตัวแรกของครอบครัวซึ่งยังไม่มีพี่น้องที่จะเล่นด้วย จะชวนพ่อชนิดนี้ให้แสดงพฤติกรรม แต่พฤติกรรมการเล่นจะไม่รุนแรง เมื่อลูกชนิดตัวแรกเข้าสู่วัยเด็กก็จะมีลูกชนิดใหม่เกิดการเล่นที่สมบูรณ์จะเกิดขึ้นเมื่อลูกชนิดที่สอง เข้าสู่ช่วงวัยเด็กซึ่งสามารถเคลื่อนที่อย่างอิสระและมีปฏิสัมพันธ์กับลูกชนิดที่โตกว่าได้ โดยลูกชนิดที่โตกว่ามักจะเป็นตัวเริ่มต้นและชวนพี่และอาจพบปฏิสัมพันธ์มากกว่าสองตัวในชนิดนี้แก้มขาว (*N. leucogenys*) และชนิดชวา (*H. moloch*) วัยเด็กในสวนสัตว์ของประเทศออสเตรเลีย จะใช้เวลาในการเล่นมากกว่าพฤติกรรมทางสังคมอื่น ๆ และเพิ่มสูงขึ้นจนอายุ 5 ปี และการเล่นยังปรากฏไปจนถึง 7 ปี แต่การเล่นลดลงทำให้เห็นว่าชนิดที่โตกว่าและเป็นวัยรุ่นแล้วก็ยังให้ความสำคัญและเล่นกับน้อง (Burns, Dooley, and Judge 2011) ระยะเวลาที่ลูกชนิดนี้ใช้เล่นกันจะกินเวลาระหว่าง 16-93 นาที (Bartlett 2003a) การเล่นกันเป็นระยะเวลานานจะมีการหยุดพักเป็นช่วงเวลาสั้น ๆ และกลับมาเล่นต่อ ลูกชนิดที่โตกว่าจะต้องระวังและไม่ใช้ความรุนแรงเกินไปและหยุดการเล่นรุนแรงเมื่อลูกชนิดที่ตัวเล็กกว่าส่งเสียงร้อง การเล่นเหล่านั้นก็จะกลับมาได้อีกครั้ง แต่ถ้าลูกชนิดวัยเด็กกว่าส่งเสียงร้อง



และหนี แสดงให้เห็นว่าช่วงเวลาสนุกได้สิ้นสุดลงแล้ว ซึ่งส่วนใหญ่จะพบว่าลูกชะนีมักจะเลือกเล่นและใช้เวลากับพี่หรือน้องที่เกิดติดกัน มากกว่าพี่หรือน้องที่ไม่ได้เกิดติดกัน



ภาพที่ 4 ภาพแสดงพฤติกรรมการเล่นระหว่างชะนีวัยเด็กตัวผู้ (สีขาว) และชะนีวัยรุ่นตัวผู้ (สีดำ) พฤติกรรมการเล่นประกอบด้วย การกัด การใช้เท้ายัน และการกอด (ภาพถ่าย: กุลพัฒน์ ศรีสัมพันธ์)

นอกจากพฤติกรรมการเล่นที่พบภายในกลุ่มแล้ว ลูกชะนีมือขาวในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่มักจะใช้เวลาเล่นกับลูกชะนีต่างกลุ่ม ในขณะที่ครอบครัวชะนี 2 ครอบครัวเผชิญหน้ากันโดยพ่อชะนีจะทำหน้าที่ป้องกันอาณาเขต ส่งเสียงร้อง และอาจแสดงพฤติกรรมก้าวร้าว (Agonistic Encounter) ใส่ครอบครัวตรงข้าม หรืออาจไม่แสดงพฤติกรรมก้าวร้าวใส่กันโดยแค่รักษาระยะระหว่างกลุ่ม (Neutral Encounter) ในทางตรงกันข้ามลูกชะนีวัยเด็กจะไม่ได้สนใจในกิจกรรมป้องกันอาณาเขตของชะนีโตเต็มวัย แต่สนใจที่จะชวนลูกชะนีในวัยเดียวกันที่อยู่ต่างครอบครัวมาเล่นด้วยกันซึ่งจัดเป็นการเผชิญหน้าแบบฉันทมิตรของลูกชะนี (Affiliative encounter) (Bartlett 2003a; Reichard and Sommer 1997) นี่อาจแสดงให้เห็นว่าแม่ในครอบครัวขนาดเล็กลูกชะนีก็มีความสนใจจะมีปฏิสัมพันธ์กับลูกสัตว์ในวัยเดียวกันผ่านการเล่น

แต่ยังมีรายงานการวิจัยเผยแพร่จำนวนน้อยที่แสดงให้เห็นความสัมพันธ์ระหว่างอายุกับช่วงระยะเวลาที่ลูกชะนีเล่นด้วยกัน แต่พบรายงานวิจัยในลิงกังญี่ปุ่น (*Macaca fuscata*) ที่มีกลุ่มขนาดใหญ่ (Shimada and Sueur 2018) และพบในลูกอุรังอุตังบอร์เนียว (*Pongo pygmaeus morio*) ที่ใช้เวลาเล่นกับลูกอุรังอุตังวัยเดียวกัน (Mendonça et al. 2017)

### **วัยรุ่นสุวัยหนุ่มสาว: ปฏิสัมพันธ์ในครอบครัวที่ลดลงสู่ความเป็นอิสระเพิ่มขึ้น (Adolescent to subadult: Less interaction and more independent)**

ในปี 1974 Ellefson ได้บรรยายถึงพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนีวัยรุ่น (Adolescent) และลูกชะนีวัยหนุ่มสาว (Subadult) วัยนี้เริ่มตั้งแต่อายุ 5-8 ปี และ 8 ปี ขึ้นไป ตามลำดับ (Brockelman et al. 1998; Ellefson 1974) เมื่อลูกชะนีเริ่มเข้าสู่วัยรุ่นจะเห็นการพัฒนาการทางสังคมที่เปลี่ยนแปลงไปจากวัยเด็ก โดยเฉพาะอย่างยิ่งการปฏิสัมพันธ์กับสมาชิกในครอบครัว (Intragroup interaction) น้อยลง เริ่มแสดงความสนใจและแสดงปฏิสัมพันธ์นอกครอบครัวมากขึ้น ถึงแม้ว่าลูกวัยรุ่นจะใช้เวลาเล่นกับน้อง แต่เมื่อเข้าสู่วัยนี้และร่างกายเริ่มโตขึ้น ลูกชะนีวัยรุ่นจะเริ่มกินและหาอาหารแยกจากพ่อแม่ โดยกินคนละต้นกันหรือห่างกัน จากการสังเกตหลายครั้งของผู้เขียนพ่อแม่ชะนีจะไล่หรือไม่ยอมให้ลูกชะนีหาอาหารอยู่บริเวณใกล้ ๆ โดยที่วัยนี้เป็นวัยที่เริ่มรู้จักอาหารมากขึ้นแล้วทำให้ลูกชะนีเลือกที่จะลงไปหาอาหารเอง และหลีกเลี่ยงการโดนกดดันจากพ่อแม่ (Reichard, Ganpanakngan, and Barelli 2012)

ในช่วงเวลาของการหาอาหารในตอนเช้าหลังจากตื่นนอน เราอาจพบลูกชะนีวัยรุ่นในต้นอาหารหลักต้นเดียวกับพ่อแม่ แต่เมื่อมีการเดินทางไปหาอาหาร ลูกชะนีวัยรุ่นอาจไปสำรวจนอกเส้นทางหรือสำรวจอาหารชนิดอื่น ๆ ซึ่งบางครั้งเราจะไม่พบลูกชะนีวัยรุ่นนี้ในรัศมีที่จะศึกษา แต่เมื่อเกิดการเผชิญหน้าระหว่างกลุ่ม ตัวผู้เต็มวัยจะเป็นตัวที่ออกจากกลุ่มหลักเพื่อไปป้องกันอาณาเขต ลูกชะนีวัยรุ่นตัวผู้และวัยหนุ่มมักจะเข้าร่วมกิจกรรมนี้เพื่อช่วยพ่อในการป้องกันอาณาเขต โดยแสดงพฤติกรรมหรือร่วมไล่ชะนีของกลุ่มตรงกันข้าม (Bartlett 2009)

ในช่วงวัยนี้ชะนีจะเริ่มมีพฤติกรรมทางสังคมเชื่อมโยงกับครอบครัวชะนีกลุ่มอื่นมากขึ้น ลูกชะนีวัยนี้จะเริ่มร้องด้วยเสียงที่ดังระดับเดียวกับพ่อแม่ซึ่งทำให้ครอบครัวอื่นได้ยินด้วย โดยมักส่งเสียงร้องเป็นปรกติก่อนดวงอาทิตย์ขึ้นถึง 120 นาที และก่อนที่พ่อแม่ชะนีจะร้องประสานเสียงคู่กัน (Raemaekers et al. 1984) เมื่อเปรียบเทียบเวลาที่ชะนีแต่ละวัยใช้ในการแสดงพฤติกรรมหลัก ๆ จะพบว่าชะนีวัยรุ่นใช้เวลาในการร้องมากกว่า พ่อ แม่ชะนี และชะนีวัยเด็ก (Bartlett 2009) เสียงร้องเดี่ยวของชะนีตัวผู้ ซึ่งมาจากชะนีวัยหนุ่มมักจะร้องก่อนพระอาทิตย์ขึ้น และร้องก่อนที่พ่อแม่ร้องประสานร่วมกัน (จากการสังเกตของผู้เขียน) นอกจากนั้นชะนีวัยรุ่นเพศเมียและวัยสาวเริ่มที่จะร้องพร้อมแม่โดยครั้งแรกจำนวนโน้ตอาจยังไม่ครบ แต่เมื่ออายุมากขึ้น ลูกชะนีสาวจะเริ่มเฝ้าร้องพร้อมกับแม่เกือบทุกครั้งจนสามารถร้องเสียงสูง และครบทุกพยางค์ได้เหมือนแม่ในที่สุด เมื่อลูกชะนีร้องเป็นเพลงชัดขึ้นและเริ่มร้องพร้อมแม่น้อยลงนั้นแสดงให้เห็นว่าลูกชะนีตัวเมียพร้อมที่จะออกไปสร้างครอบครัวใหม่ (Koda et al. 2013) การร้องในช่วงวัยนี้เชื่อว่าจะช่วยให้ชะนีกลุ่มอื่น ๆ ที่อยู่ใกล้เคียงกันรู้ว่ามิชะนีที่เข้าสู่วัยเจริญพันธุ์อยู่บริเวณใกล้เคียงและเพิ่มโอกาสการจับคู่และสร้างครอบครัวได้ในอนาคต

พฤติกรรมที่สำคัญของชะนีวัยรุ่นและเมื่ออย่างเข้าสู่วัยหนุ่มสาวที่สังเกตเห็นได้ชัดเจนคือพฤติกรรมการแยกตัวออกจากครอบครัว (Peripheralization) ภายในอาณาเขตซึ่งมักจะอยู่ที่ขอบอาณาเขต จากการศึกษาที่ผ่านมาพบว่าชะนีวัยนี้จะเริ่มแยกตัวและใช้เวลาอยู่โดดเดี่ยวอย่างชัดเจน อย่างไรก็ตามยังไม่มีรายงานการศึกษาเชิงเวลาที่บ่งชี้ว่าลูกชะนีเริ่มแยกตัวออกจากครอบครัวเมื่ออายุเท่าไร หรือต้องใช้ระยะเวลาานเท่าไรกว่าพฤติกรรมนี้จะเห็นเด่นชัด (Bartlett 2009; Brockelman 1984) กล่าวว่าการแยกตัวจากครอบครัวจะค่อยเป็นค่อยไป โดยชะนีวัยหนุ่มหรือวัยสาวมักชอบหายตัวออกไปจากครอบครัว และมักพบส่งเสียงร้องอยู่ที่ขอบอาณาเขต ซึ่งห่างจากพ่อแม่และมีปฏิสัมพันธ์กับสมาชิกตัวอื่น ๆ น้อยลง





ภาพที่ 5 ภาพแสดงพฤติกรรมร้องเดี่ยวของชะนีตัวผู้วัยหนุ่มบริเวณขอบอาณาเขต (ภาพถ่าย: กุลพัฒน์ ศรีลัมพ์)

## บทสรุปและแนวทางการทำวิจัยในอนาคต (Conclusion and future direction)

ในบทความนี้ผู้เขียนได้นำเสนอพฤติกรรมเด่นของลูกชะนีในแต่ละช่วงวัย ซึ่งมีปฏิสัมพันธ์กับพ่อแม่ และสมาชิกในครอบครัว ซึ่งระดับของปฏิสัมพันธ์จะเกี่ยวข้องโดยตรงกับอายุของลูกชะนี ลูกชะนีทารกจะได้รับการดูแลและมีปฏิสัมพันธ์กับแม่เป็นหลัก ด้วยการเกาะ การดูดนม และการเรียนรู้สิ่งรอบตัวจากแม่ เมื่อเริ่มเข้าสู่วัยเด็กซึ่งลูกชะนีเคลื่อนที่ได้อย่างอิสระ ลูกชะนีจะแสดงพฤติกรรมการเล่นมากกว่าพฤติกรรมทางสังคมอื่น พร้อมทั้งมีปฏิสัมพันธ์กับสมาชิกในครอบครัวโดยเฉพาะพี่ที่อายุใกล้เคียงกับลูกชะนีมากที่สุด นอกจากนั้นลูกชะนีวัยนี้ยังเล่นกับลูกชะนีวัยเดียวกันเมื่อครอบครัวมีการเผชิญหน้าและอยู่ใกล้กัน เมื่อลูกชะนีเข้าสู่วัยรุ่น จะมีปฏิสัมพันธ์กับสมาชิกในครอบครัวน้อยลง และเริ่มอาศัยอยู่ห่างจากสมาชิกตัวอื่นและเป็นอิสระมากขึ้น แม้จะยังคงหาอาหารภายในอาณาเขต เมื่อก้าวเข้าสู่วัยหนุ่มสาว ลูกชะนีจะส่งเสียงร้องที่มีลักษณะคล้ายตัวเต็มวัยที่ขอบของอาณาเขต ซึ่งเป็นการสื่อสารและมีปฏิสัมพันธ์กับชะนีต่างกลุ่ม เป็นการแสดงความพร้อมในการแยกครอบครัว การจับคู่ผสมพันธุ์และสร้างอาณาเขตของตัวเองต่อไป

ถึงแม้งานวิจัยที่เกี่ยวข้องกับการพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนีจะมีปรากฏ และสามารถนำมาเรียบเรียงบทความความปริทัศน์นี้ แต่การอธิบายพฤติกรรมของการพัฒนาการส่วนใหญ่มักเป็นข้อมูลเชิงบรรยาย หรือถ้าหากเป็นข้อมูลเชิงปริมาณมักจะมีข้อจำกัดที่การศึกษาเฉพาะชะนีในสวนสัตว์ แต่หากศึกษาในธรรมชาติ จะสามารถศึกษาเพียงช่วงวัยเดียวของประชากรใดประชากรหนึ่ง และมีข้อจำกัดในเรื่องของขนาดตัวอย่าง แต่หากเรามีพื้นที่ที่มีการศึกษาวิจัยชะนีระยะยาว หากมีการเก็บข้อมูลอย่างต่อเนื่องและสามารถนำเสนอข้อมูลเชิงปริมาณของการพัฒนาการทางสังคมของลูกชะนีได้ เราไม่เพียงจะตอบคำถามในแง่ชีววิทยาวิวัฒนาการ และสามารถเข้าใจพฤติกรรมเพื่ออนุรักษ์ชะนีในธรรมชาติเท่านั้น แต่สามารถนำความรู้เหล่านี้มาประยุกต์ใช้ในการอนุรักษ์ชะนีในกรงเลี้ยง คำนึงถึงเรื่องสวัสดิภาพของชะนี และการส่งเสริมพฤติกรรมของชะนีก่อนปล่อยคืนสู่ธรรมชาติ

## กิตติกรรมประกาศ

ผู้เขียนขอขอบพระคุณ ศาสตราจารย์ ดร.วรรณ บรอดเคลแมน และ รองศาสตราจารย์ สมโภชน์ ศรีโกสามาตร ที่ได้สร้างองค์ความรู้และการทำวิจัยอย่างต่อเนื่องเรื่องชะนีในเมืองไทย และได้ให้ความรู้ คำแนะนำ แลกเปลี่ยนความรู้ พร้อมทั้งการสนับสนุนแนวคิดที่ทำให้ผู้เขียนมีแรงบันดาลใจต่อการทำวิจัยและการอนุรักษ์ชะนีมาถึงปัจจุบัน ขอขอบคุณ คุณอนุตตรา ณ ถลาง นักวิจัยประจำธนาคารทรัพยากรชีวภาพแห่งชาติ ที่ให้การสนับสนุนการทำวิจัยและข้อมูลชะนีในพื้นที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ตลอดมา ขอขอบคุณนักศึกษาปริญญาตรีของผู้เขียนทุกคนที่ศึกษาวิจัยชะนี ทำงานหนัก และเข้ามาแลกเปลี่ยนองค์ความรู้ด้านต่าง ๆ เกี่ยวกับชะนีทั้งในห้องเรียนและภาคสนาม ขอขอบคุณอาจารย์ ดร.เจษฎา แพนาค ที่สละเวลาตรวจแก้และเรียบเรียงบทความจนเรียบร้อยสมบูรณ์ ขอขอบคุณสาขาวิชาชีววิทยาเชิงอนุรักษ์ มหาวิทยาลัยมหิดล วิทยาเขตกาญจนบุรี ที่สนับสนุนให้ผู้เขียนได้ทำงานวิจัย รวมทั้งขอขอบคุณ อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ กรมอุทยานแห่งชาติสัตว์ป่าและพันธุ์พืช และธนาคารทรัพยากรชีวภาพแห่งชาติ ที่อนุญาตให้เข้าศึกษาวิจัยในพื้นที่อย่างต่อเนื่อง

ท้ายสุดขอขอบคุณ คุณกุลพัฒน์ ศรีลัมพ์ ที่ให้กำลังใจ และสนับสนุนการทำงานภาคสนามและภาพถ่ายของชะนีเพื่อประโยชน์ของการเผยแพร่ทางวิชาการอยู่เสมอ

## บรรณานุกรม

### ภาษาไทย

อุทัย ตรีสุคนธ์. 2532. “ชะนี: เสียงโหยหวนที่อ่อนระโหยในวันนี้.” *สารคดี* 4 (48): 99-102.

### ภาษาอังกฤษ

Ahsan, M. Farid. 2004. “Infant Behaviour and Development in Hoolock Gibbon (*Bunopithecus hoolock hoolock*).” *Zoos’ Print Journal* 19 (4): 1435-36. doi: 10.11609/jott.zpj.938a.1435-6.

Arre, Alyssa M., and Daniel J. Horschler. 2021. “Swimming and Diving as Social Play in Juvenile Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*).” *Behaviour* 158 (6): 529-46. doi: 10.1163/1568539X-bja10074.

Bartlett, Thad Q. 2003a. “Intragroup and Intergroup Social Interactions in White-Handed Gibbons.” *International Journal of Primatology* 24 (2): 239-59. doi: 10.1023/A:1023088814263.

Bartlett, Thad Q. 2003b. “Sexual Selected Infanticide: Still Room for Doubt?” *American Journal of Primatology* 59: 93-96.

Bartlett, Thad Q. 2009. *The Gibbons of Khao Yai: Seasonal Variation in Behavior and Ecology*. Pearson Prentice Hall.

Bekoff, Marc. 1972. “The Development of Social Interaction, Play, and Metacommunication in Mammals: An Ethological Perspective.” *The Quarterly Review of Biology* 47 (4): 412-34. doi: 10.1086/407400.

Brockelman, Warren Y., Ulrich Reichard, Uthai Treesucon, and Jeremy J. Raemaekers. 1998. “Dispersal, Pair Formation and Social Structure in Gibbons (*Hylobates lar*).” *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42 (5): 329-39. doi: 10.1007/s002650050445.

- Brockelman, Warren Y. 1984. "Social Behavior of Gibbon: Introduction." In *The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioral Biology*, edited by Holger Preuschoft, David J. Chivers, Warren Y. Brockelman, and Norman Creel, 285-90. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Brockelman, Warren Y., and Anuttara Nathalang. 2017. "Flora, Stand Characteristics and Diversity." In *Mo Singto Forest Dynamics Plot: Flora and Ecology*, edited by Warren Y. Brockelman, Anuttara Nathalang, and James F. Maxwell, 42-56. Bangkok: National Science and Technology Development Agency.
- Burns, Belinda L., Helen M. Dooley, and Debra S. Judge. 2011. "Social Dynamics Modify Behavioural Development in Captive White-Cheeked (*Nomascus leucogenys*) and Silvery (*Hylobates moloch*) Gibbons." *Primates* 52 (3): 271-77. doi: 10.1007/s10329-011-0247-5.
- Burns, Belinda L., and Debra S. Judge. 2016. "The Varied Path to Adulthood: Plasticity in Developmental Timing in Hylobatids." *American Journal of Primatology* 78 (6): 610-25. doi: 10.1002/ajp.22523.
- Campbell, Christina J., Agustín Fuentes, Katherine C. MacKinnon, Melissa Panger, and Simon K. Bearder. 2007. *Primates in Perspective*. Oxford: Oxford University Press.
- Carpenter, Clarence Ray. 1940. *A Field Study in Siam of the Behavior and Social Relations of the Gibbon (Hylobates lar)*. Comparative Psychology Monographs, vol. 16, no. 5, serial no. 84. Baltimore: The John Hopkins Press.
- Cheyne, Susan M. 2010. "Studying Social Development and Cognitive Abilities in Gibbons (*Hylobates* spp.): Methods and Applications." In *Primateology: Theories, Methods and Research*, edited by Emil Potocki and Juliusz Krasinski, 129-52. New York: Nova Science Publishers.

- Clarke, Esther, Ulrich H. Reichard, and Klaus Zuberbühler. 2015. "Context-Specific Close-Range "Hoo" Calls in Wild Gibbons (*Hylobates lar*)." *BMC Evolutionary Biology* 15 (1): 56. doi: 10.1186/s12862-015-0332-2.
- Clutton-Brock, Tim. 2016. *Mammal Societies*. West Sussex: Wiley.
- Costa, Raquel, Misato Hayashi, Michael A. Huffman, Gladys Kalema-Zikusoka, and Masaki Tomonaga. 2019. "Water Games by Mountain Gorillas: Implications for Behavioral Development and Flexibility—a Case Report." *Primates* 60 (6): 493-98. doi: 10.1007/s10329-019-00749-6.
- Ellefsen, John O. 1974. "A Natural History of White-Handed Gibbons in the Malayan Peninsula." In *Gibbon and Siamang*, Vol. 3, *Natural History, Social Behavior, Reproduction, Vocalizations, Prehension*, edited by Duane M. Rumbaugh, 1-136. Basel: Karger.
- Fan, Peng-Fei, Matthew B. Scott, Hanlan Fei, and Changyong Ma. 2013. "Locomotion Behavior of Cao Vit Gibbon (*Nomascus Nasutus*) Living in Karst Forest in Bangliang Nature Reserve, Guangxi, China." *Integrative Zoology* 8 (4): 356-64. doi: 10.1111/j.1749-4877.2012.00300.x.
- Fan, Peng-Fei, Kai He, Xing Chen, Alejandra Ortiz, Bin Zhang, Chao Zhao, Yun-Qiao Li, Hai-Bo Zhang, Clare Kimock, Wen-Zhi Wang, Colin Groves, Samuel T. Turvey, Christian Roos, Kristofer M. Helgen, and Xue-Long Jiang. 2017. "Description of a New Species of *Hoolock* gibbon (Primates: Hylobatidae) Based on Integrative Taxonomy." *American Journal of Primatology* 79 (5): e22631. doi: <https://doi.org/10.1002/ajp.22631>.
- Itani, Junichiro, and Akira Suzuki. 1967. "The Social Unit of Chimpanzees." *Primates* 8 (4): 355-81. doi: 10.1007/BF01792020.

- Koda, Hiroki, Alban Lemasson, Chisako Oyakawa, Rizaldi, Joko Pamungkas, and Nobuo Masataka. 2013. "Possible Role of Mother-Daughter Vocal Interactions on the Development of Species-Specific Song in Gibbons." *Plos One* 8 (8): 10. doi: 10.1371/journal.pone.0071432.
- Lappan, Susan. 2008. "Male Care of Infants in a Siamang (*Symphalangus syndactylus*) Population Including Socially Monogamous and Polyandrous Groups." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (8): 1307-17. doi: 10.1007/s00265-008-0559-7.
- Maestriperi, Dario. 1995. "Maternal Encouragement in Nonhuman Primates and the Question of Animal Teaching." *Human Nature* 6 (4): 361-78. doi: 10.1007/BF02734206.
- Maestriperi, Dario. 2018. "Maternal Influences on Primate Social Development." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72 (8). doi: 10.1007/s00265-018-2547-x.
- McConkey, Kim R. 1999. "Gibbons as Seed Dispersers in the Rain-Forests of Central Borneo." Ph.D. dissertation, University of Cambridge.
- Mendonça, Renata S., Tomoko Kanamori, Noko Kuze, Misato Hayashi, Henry Bernard, and Tetsuro Matsuzawa. 2017. "Development and Behavior of Wild Infant-Juvenile East Bornean Orangutans (*Pongo pygmaeus morio*) in Danum Valley." *Primates* 58 (1): 211-24. doi: 10.1007/s10329-016-0567-6.
- Nettelbeck, A. R. 1998. "Observations on Food Sharing in Wild Lar Gibbons (*Hylobates lar*)." *Folia Primatologica* 69 (6): 386-91. doi: 10.1159/000021658.



- O'Brien, Timothy G., and Margaret F. Kinnaird. 2011. "Demography of Agile Gibbons (*Hylobates agilis*) in a Lowland Tropical Rain Forest of Southern Sumatra, Indonesia: Problems in Paradise." *International Journal of Primatology* 32 (5): 1203-17. doi: 10.1007/s10764-011-9537-4.
- Raemaekers, Jeremy J., Patricia M. Raemaekers, and Elliott H. Haimoff. 1984. "Loud Calls of the Gibbon (*Hylobates lar*): Repertoire, Organisation and Context." *Behaviour* 91 (1-3): 146-89. doi: 10.1163/156853984X00263.
- Reichard, Ulrich H., Manoch Ganpanakngan, and Claudia Barelli. 2012. "White-Handed Gibbons of Khao Yai: Social flexibility, Complex Reproductive Strategies, and a Slow Life History." In *Long-Term Field Studies of Primates*, edited by Peter M. Kappeler and David P. Watts, 237-58. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Sommer, Volker, and Ulrich Reichard. 1997. "Group Encounters in Wild Gibbons (*Hylobates Lar*): Agonism, Affiliation, and the Concept of Infanticide." *Behaviour* 134 (15-16): 1135-74. doi: 10.1163/156853997x00106.
- Shimada, Masaki, and Cédric Sueur. 2018. "Social Play among Juvenile Wild Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) Strengthens Their Social Bonds." *American Journal of Primatology* 80 (1): e22728. doi: 10.1002/ajp.22728.
- Wich, Serge A., Sri S. Utami-Atmoko, Tatang Mitra Setia, Herman D. Rijksen, Chris Schürmann, Jan A.R.A.M. van Hooff, and Carel P. van Schaik. 2004. "Life History of Wild Sumatran Orangutans (*Pongo abelii*)." *Journal of Human Evolution* 47 (6): 385-98. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.08.006>

Yi, Yoonjung, Yena Kim, Agus Hikmat, and Jae C. Choe. 2020. "Information Transfer through Food from Parents to Offspring in Wild Javan Gibbons." *Scientific Reports* 10 (1), Article number 714. doi: 10.1038/s41598-019-57021-6.