

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE



Bakalářská práce

CHARAKTERISTIKA A VYUŽITÍ HERNÍCH SIGNÁLŮ

Marie Palečková

Školitel: Doc. RNDr. Marek Špinka, CSc.

Konzultantka: Mgr. Milada Petřů, PhD.

Praha 2010

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s pomocí uvedené literatury a konzultací se svým školitelem a konzultantkou.

V Praze dne

.....
Marie Palečková

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli Doc. RNDr. Marku Špinkovi, CSc. a konzultantce Mgr. Miladě Petřů, PhD. za jejich přínosné připomínky a za poskytnutí některých článků. Dále děkuji své rodině a přátelům za podporu a za pomoc při korektuře textu.

ABSTRAKT

Hra je velmi variabilní chování, ve kterém se vyskytuje mnoho různorodých prvků a vzorců chování. Herní sekvence se skládá jak z prvků, které jsou pro hru jedinečné, tak z prvků, jejichž podoba je převzata z původně neherních kontextů, jako je predační, agresivní nebo sexuální chování. Mezi prvky, které jsou používány téměř výhradně v kontextu hry, patří herní signály.

Tyto ritualizované pohyby a gesta mají v sociální hře jasný účel - pomocí nich jedinci sdělují hernímu partnerovi svůj hravý záměr. Herní signály slouží buďto k iniciaci sociální hry, v případě že jsou použity na počátku herní sekvence, nebo k zajištění bezproblémového pokračování hry ve chvíli, kdy by mohlo herním partnerem dojít ke špatnému vyložení ostatních prvků ve hře a interakce by mohla být ukončena nebo přerušena jiným typem chování.

Za poslední půl století se rapidně zvýšil počet vědců a vědeckých týmů, které se studiem hry a herních signálů zabývají. Stále však není provedeno dostatečné množství sekvenčních analýz hry u jednotlivých druhů. To by umožnilo podrobnější mezidruhové srovnání hry a mohly by se objevit nové souvislosti, které nám doposud unikají.

Klíčová slova: herní chování, sociální hra, herní signály, ritualizace

There are many different behavioural elements and patterns in play behaviour. A play sequence may include elements which are unique for play and also elements which are similar to movements from other behavioural contexts such as predation, aggressive behaviour or sexual behaviour. One group of the play-unique elements are play signals.

Play signals are highly ritualized movements or gestures and animals use them for communicating their playfull intentions to their play partners. These actions can be used in the beginnig of a play bout for initiation of social play, or during the play bout when they are used to maintain social play in situations when the play could be interrupted by patterns from serious behaviour or could be broken off.

Many scientists started to focuse their research on play behaviour and play signals in the past fifty years. However, there is still lack of sequence analysis of play of particular species. More of such analysis could bring out new interesting findings.

Keywords: *play behaviour, social play, play signals, ritualization*

OBSAH

1.	ÚVOD	- 5 -
2.	HRA	- 6 -
2.1	Funkce hry	- 6 -
2.2	Typy hry	- 8 -
2.3	Mezidruhová variabilita hry	- 9 -
2.4	Vnitrodruhová variabilita hry	- 10 -
3.	HERNÍ SIGNÁLY	- 13 -
3.1	Vlastnosti herních signálů	- 13 -
3.2	Funkce herních signálů	- 14 -
3.3	Signály a ritualizace	- 15 -
3.3.1	Signály	- 15 -
3.3.2	Ritualizace	- 16 -
3.3.3	Ritualizace během ontogeneze	- 17 -
4.	KONKRÉTNÍ HERNÍ SIGNÁLY	- 18 -
4.1	Play bow (hravý úklon)	- 18 -
4.2	Play face (hravý obličej)	- 19 -
4.3	Face paw	- 21 -
4.4	Další herní signály	- 21 -
5.	ZÁVĚR	- 24 -
6.	POUŽITÁ LITERATURA	- 25 -
7.	ZDROJE OBRÁZKŮ	- 30 -

1. ÚVOD

V biologii je mnoho fenoménů, které zůstávají očím nebiologů skryty. Mezi takováto témata rozhodně nepatří hra. Naopak. Rozpoznat hru, herní chování, není pro laického pozorovatele u některých druhů živočichů vůbec těžké. Je však zajímavé, že o co jednodušší je u hru rozpoznat, o to je pro biology těžší hru definovat. Původně byla hra charakterizována jako chování bez viditelného účelu (Bierens de Haan 1952 citováno z Loizos 1967). Jelikož se však zvířata hrou vystavují mnohým rizikům, musí mít hra pro zvíře zákonitě i nějaký přínos, jinak by nebyla v evoluci udržována. Konkrétní zisky, které hra zvířeti přináší, jsou však stále předmětem mnoha diskuzí. Možná i tento fakt, že herní chování doposud nemá nějakou všeobecně přijímanou a uspokojující definici, je důvodem, proč se stále více vědeckých týmů o hru zajímá. Vědci postupně odhalují další a další poznatky týkající se hry. Například v roce 1955 přišel Gregory Bateson s teorií o významu herních signálů při sdílení hravé nálady, kterými se nyní zabývá mnoho vědeckých týmů, a které jsou také tématem mé bakalářské práce.

Celá moje bakalářská práce je psaná formou literární rešerše a cílem této práce je podat přehled nejdůležitějších poznatků o herních signálech a k tomu se vztahujících poznatků o hře.

V první části mé bakalářské práce se tedy věnuji hře obecně. Snažím se zde čtenáře seznámit s tím, co vlastně hra je, k čemu zvířatům slouží, u kterých skupin živočichů se vyskytuje a s dalšími základními poznatky o herním chování. V dalších kapitolách se pak věnuji herním signálům, jejich významu v sociální hře, procesu jejich vzniku a jejich vlastnostem. V závěru pak shrnuji hlavní poznatky týkající se hry a herních signálů a nastiňuji také směr mého navazujícího studia.

2. HRA

Hra je velmi variabilní a fascinující typ chování. Burghardt (2005 citováno z Burghardt 2010) shrnul dosavadní poznatky o hře do pěti kritérií, podle kterých lze určit, že pozorované chování je hra. První z nich je, že prvky, které se ve hře vyskytují, se zdají být v tomto kontextu bezúčelné a nevedou k zvýšení momentálních šancí na přežití. Dalším kritériem je, že zvířata se hře věnují dobrovolně a záměrně a hra jim, zdá se, přináší potěšení. Za třetí, herní chování se od neherního liší tím, že některé pohyby vyskytující se ve hře jsou nedokončené, přehnaně či neohrabaně prováděné, nebo je pozměněna jejich forma, pořadí v sekvenci či jejich zacílení. Herní chování je prováděno opakovaně, nejedná se však o stereotypní chování. Poslední bodem Burghardtovy definice je, že zvířata si hrají ve chvíli, kdy nejsou vystavena žádnému velkému stresu (jsou nasycena, zdravá, v bezpečí před predátory, ve skupině není sociální napětí).

Během hry zvířata užívají určité pohybové vzorce, které se původně vyskytují v jiných kontextech (Loizos 1967). Může to být například predační a antipredační chování, agresivní chování, nebo chování sexuální (Bekoff & Allen 1998). Od původních prvků se prvky v herním kontextu liší v některých vlastnostech, které jsou zmíněny v Burghardtově definici. Součástí hry jsou však také prvky, které jsou užívány pouze ve hře. Například Petru et al. (2009) podrobnou analýzou herního chování hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus*) zjistili, že zhruba třetina prvků ve hře je pro toto chování jedinečná a nepodobá se žádným projevům z ostatních kontextů chování. Tyto prvky pak mohou nést funkci herních signálů - signálů, které mají za úkol informovat ostatní jedince, že se jedná o hru.

2.1 Funkce hry

Původně byla hra definována jako chování bez účelu (Bierens de Haan 1952 citováno z Loizos 1967). Jak však popsal Curtin (1984) zvířata do hry investují značné množství energie, riskují případné zranění, vystavují se možnosti, že svým chováním upoutají pozornost predátora, nebo jeho přítomnost kvůli hře zavčas nezaznamenají. Jelikož tedy zvířata do hry investují, musí mít pro ně i nějaký přínos, a to jak okamžitý, tak opožděný (Pallagi 2007). Bylo navrženo již mnoho teorií ohledně funkce hry. Zde uvádím některé z nich.

Hypotéza tréninku pohybových schopností (Byers & Walker 1995)

Tato hypotéza tvrdí, že funkcí hry je trénink pohybových schopností spojený s posilováním svalstva. Autoři této práce se snažili zjistit funkci hry pomocí skutečnosti, že hra se u zvířat vyskytuje převážně v období mláděcího a juvenilního věku. Zvažovali, jaký trvalý přínos tréninku by mohl existovat pouze v této fázi ontogeneze. Zjistili, že v období takzvané senzitivní periody se mohou tvořit nové nervové spoje a zároveň dochází k diferenciaci typů svalových vláken.

Hypotéza sebehodnocení (Thompson 1996)

Tato teorie navrhuje, že herní chování zvířatům slouží k tomu, aby poměřili své schopnosti s ostatními jedinci a vytvořili si tak jakési sebehodnocení. Sebehodnocení vztažené k ostatním jedincům pak zvířeti umožňuje zvolit si správnou životní strategii na základě jeho relativní fyzické zdatnosti a jeho konkurenceschopnosti.

Socializační funkce hry (poznatky shrnuje Poirier & Smith 1974)

Tato teorie zdůrazňuje socializační funkci hry. Zvířata se pomocí sociální hry dostávají do přímého kontaktu s ostatními členy skupiny a tím si zdokonalují své mnohé schopnosti. Učí se komunikaci, upevňují si sociální pouta k ostatním, učí se svou sociální roli a zjišťují si své postavení v hierarchii skupiny.

Hypotéza tréninku na nečekané události (Špinka et al. 2001)

Podle této teorie se zvířata skrze hru učí, jak se vyrovnat s nečekanými událostmi, které je v životně důležitých situacích, jako je například útěk před predátorem či souboj s jinými jedinci, mohou překvapit. Pomocí sebandicapujících prvků se zvířata snaží během hry tyto situace navodit. Zvířata se proto aktivně staví do nevýhodných pozic a situací a poté se opět snaží z nich dostat do standardní pozice.

Přestože hypotézy o hlavní funkci hry jsou velmi různorodé, většina autorů se shoduje na tom, že hra může být chováním multifunkčním a může mít pro jedince různý přínos v závislosti na jeho druhu, věku, pohlaví a na dalších okolnostech.

2.2 Typy hry

Hra je obvykle dělena na tři základní typy: sociální hra, hra s předmětem a lokomoční hra (Bekoff 1984).

Sociální hra je herní chování, kdy spolu interagují minimálně dva jedinci, vzájemně na sebe reagují a dochází u nich tudíž k výměně informací (Bekoff 1974). V sociální hře se vyskytuje mnoho různorodých typů chování. Jde o hravé formy chování převzaté z jiných, tzn. neherních kontextů chování, jako je predační chování (ve hře hravé honičky), agresivní chování (hravé zápasení), sexuální chování a další (Bekoff & Allen 1998). Aby oba herní partneři jasně věděli, že se jedná o hru a nikoliv o vážné chování, je v tomto typu hry nezbytná komunikace mezi jedinci. Tuto funkci v sociální hře zastávají herní signály (Bateson 1955), které jsou tématem této bakalářské práce.

Hra s předmětem nastává ve chvíli, kdy jedinec směřuje svoje herní chování k nějakému předmětu či objektu, který se neřadí mezi živočichy (Bekoff 1984). To znamená, že si zvíře hraje s nějakým neživým předmětem, částí rostliny a podobně. Podle této definice se do této kategorie tedy řadí pouze solitérní hra.

Není-li hra zaměřena na nějaký objekt a nedochází-li k interakci s jiným jedincem, nazýváme pak herní chování **hrou lokomoční**. Jedinec se při ní hravě pohybuje ve svém prostředí (Bekoff 1984), což zahrnuje různé poskoky, kotrmelce, útěk a jiné motorické prvky.

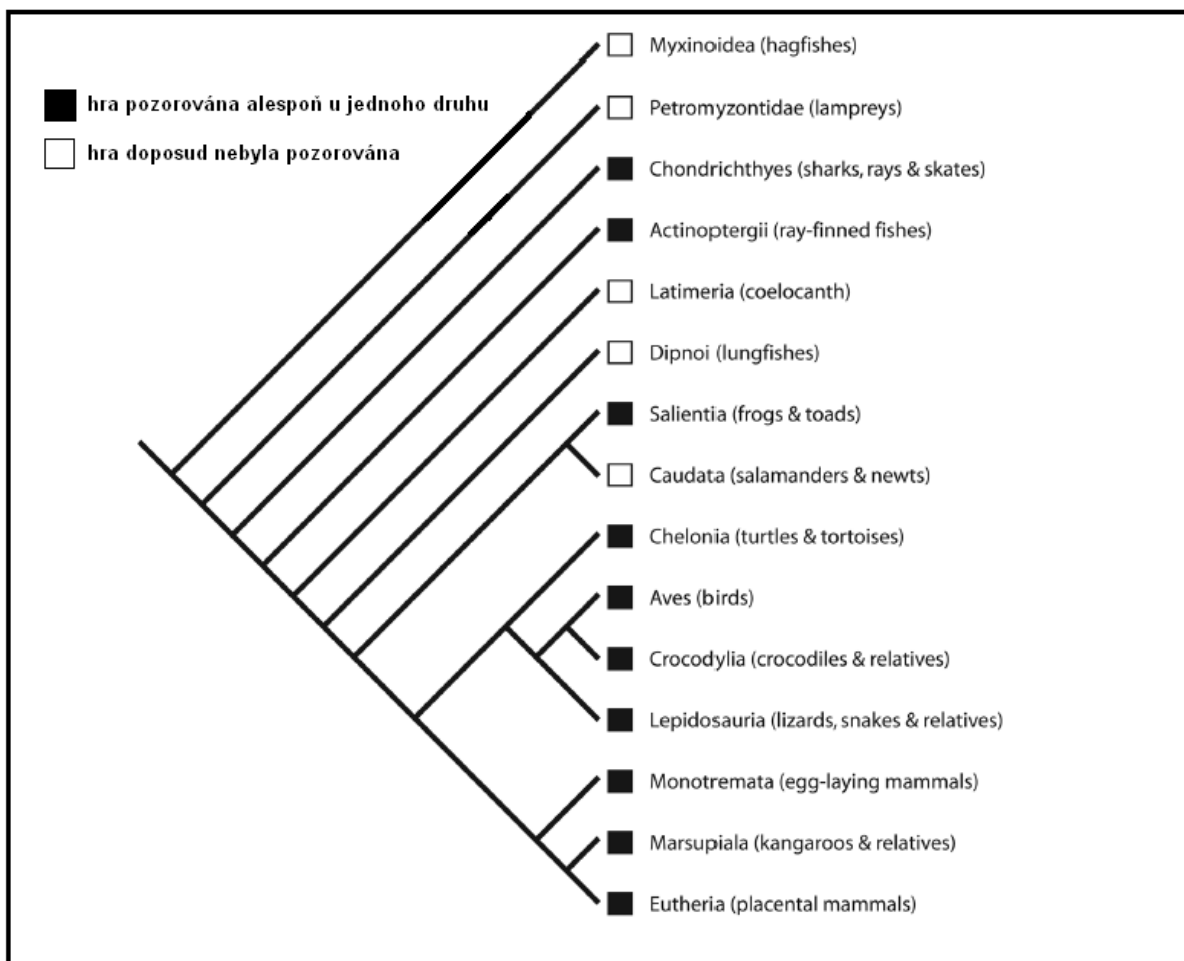
Tři tradičně uváděné kategorie mají mezi sebou mnoho přechodů a v některých konkrétních případech se jejich definice prolínají (například sociální hra s předmětem). Zdá se tedy, že tyto základní kategorie hry nejsou úplně nejideálnějšími řešeními, jak hru dělit. Někteří autoři proto při studiu hry používají jiné způsoby dělení hry, například lokomoční/sexuální/hra s předmětem/hravé zápasení, nebo jednoduché dělení solitérní/sociální hra, kdy oba typy mohou zahrnovat hru s předmětem.

2.3 Mezidruhová variabilita hry

Hra se vyskytuje především u savců a u některých druhů ptáků (Thorpe 1966, Daimond & Bond 2003). Hra s předmětem však byla pozorována i u některých plazů (Burghardt et al. 1996) a dokonce i u bezobratlých, například u chobotnice pobřežní (*Octopus vulgaris*) (Kuba et al. 2006). U „nižších“ živočichů je však poměrně obtížné najít hranici mezi exploračním chováním a hrou s předmětem. V práci o hře chobotnice pobřežní (Kuba et al. 2006) navíc autoři zjistili, že míra výskytu popsaného herního chování u ní není závislá ani na věku ani na momentální nasycenosti jedince, což jsou dva faktory, který u většiny druhů hru výrazně ovlivňují (viz kapitola 2.4).

Na obrázku 1 je vidět schématické zpracování skupin obratlovců, u kterých kdy byla hra popsána.

Obr. 1: Fylogeneze hry



Zdroj: Burghardt 2010

Předpokládá se, že výskyt herního chování u jednotlivých druhů souvisí s relativní velikostí mozku (Fagen 1981 citováno z Bekoff 1984). Iwaniuk et al. (2001) provedli srovnávací studii patnácti savčích řádů, která odhalila pozitivní korelaci hry a relativní velikosti mozku. Savčí řády, do kterých patří druhy s větším mozkem, obsahují podle nich také více druhů, u kterých se vyskytuje hra. Vnitrořádové srovnání však výše uvedenou korelaci nevykazuje. Autory to vede k závěru, že menší rozdíly v relativní velikosti mozku uvnitř řádů nebyly pro evoluční změny týkající se hry důležité. Je to dáno také tím, že relativní velikost mozku není vševysvětlující veličina. Velký vliv na hravost a typ herního chování mají i velikosti jednotlivých mozkových struktur jako je hypothalamus nebo amygdala (Lewis & Barton 2006).

Mezidruhová různorodost hry je dána především způsobem života příslušníků daného druhu - *life-history*. To znamená, že druhové vlastnosti (jako specialista vs. generalista, migrující vs. nemigrující druh, druh vyznačující se tak zvanými helpery vs. druh, u kterého se funkce helperů nevyskytuje, a mnoho dalších vlastností) mohou mít vliv na rozložení času mezi jednotlivé typy hry (Ortega & Bekoff 1987). Hezký příklad uvádí Burghardt (1998), kdy popisuje, že predátoři (například kočky) se častěji věnují hře s předmětem související s predačním chováním, zatímco býložravé druhy (například jeleni) se častěji věnují lokomoční hře související s hbitostí při útěku.

2.4 Vnitrodruhová variabilita hry

Pokud pozorujeme druh, u něž se herní chování běžně vyskytuje, stále ještě existuje mnoho faktorů, které mohou výskyt hry ovlivnit. Můžou to být vlastnosti samotného jedince, jako například věk, pohlaví, míra dominance, tak i vlastnosti okolního prostředí, jako dostatek vody a potravy, výskyt predátora, struktura society a podobně. Hra je totiž tak zvané „chování s nízkou prioritou“ a je tudíž snadno potlačitelné nepříznivými podmínkami okolí (Burghardt 1984 citováno ze Sommer & Mendoza-Granados 1995). Některé z hlavních faktorů ovlivňujících hru popisují dále v této kapitole.

Pohlaví

Jedním z faktorů, které mají u některých druhů vliv na frekvenci a typ hry je jednoznačně pohlaví jedince (Poirier & Smith 1974). U samců jsou častěji pozorovány drsnější typy hry

(například hravé zápasení), a to u různých savčích druhů včetně hlodavců, koček, psů, primátů i člověka (Auger & Olesen 2009). Fedigan (1972) ve své práci o hře kočkodanů zelených (*Cercopithecus aethiops*) popisuje, že zatímco juvenilní samci se věnují hravému zápasení s ostatními jedinci ve skupině, juvenilní samice se často vyskytují společně s dospělými samicemi, věnují se mláďatům a vzájemné péči o srst. Autor tento jev vysvětluje rozdílným údělem v dospělosti. Zatímco samice si tímto chováním utužují vztahy s ostatními samicemi, samci tímto získávají zkušenosti s jedinci, se kterými budou muset v dospělosti interagovat (Fedigan 1972). Rozdíly v herním chování u jedinců opačného pohlaví však ovlivňují i další faktory. Chau et al. (2008) podrobně studovali, zda i u monogamních druhů (zde hraboš prériový (*Microtus ochrogaster*) a titi červený (*Callicebus cupreus*)) má pohlaví jedince vliv na herní chování. Zjistili, že u těchto monogamních druhů nejsou rozdíly tolik výrazné. Sexuální dimorfismus herního chování tedy závisí na vlastnostech daného druhu.

Věk

Míra výskytu hry i její charakter se v průběhu ontogeneze mění. Hru můžeme pozorovat převážně u mláďat, ale u některých druhů se může hra vyskytovat i v dospělosti (Fedigan 1972, Pellis & Iwaniuk 2000, Palagi 2009, Mancini & Palagi 2009). Avšak v porovnání s mláďaty je míra výskytu hry u dospělých jedinců nízká (Byers 1996). Herní chování se vyskytuje již od rané fáze ontogeneze, nejvyšší frekvence pak dosahuje v juvenilním období (Thor & Holloway 1984). Jedním z důvodů, proč se hra vyskytuje převážně u mláďat, bude pravděpodobně to, že v tomto vývojovém období dochází k tvorbě nervových synapsí a k diferenciaci svalových vláken a proto je hra v tomto období pro zvíře z dlouhodobého hlediska nejpřínosnější (Byers & Walker 1995). V průběhu ontogeneze se také mění charakter a převažující typ hry (Harlow 1963 citováno z Poirier & Smith 1974).

Prostředí

Hra je tak zvané chování s nízkou prioritou, což znamená, že za nepříznivých podmínek je snadno potlačena (Burghardt 1984 citováno z Sommer & Mendoza-Granados 1995). Zvířata si hrají jen ve chvíli, kdy nejsou ničím stresována. Mnoho prací popisuje pozitivní korelaci mezi výskytem hry a dostatkem kvalitní potravy (e.g. Lee 1984, Sommer & Mendoza-Granados 1995, Visalberghi & Guidi 1998, Sharpe et al. 2002). Pokud potravy není dostatek, musí zvířata trávit více času jejím vyhledáváním a tudíž nemohou věnovat tolik času hře (Lee 1984). Pokud potrava není dostatečně výživná a zvířata si nemohou dovolit investovat do hry tolik energie (Sharpe et al. 2002). V jiné studii srovnává Sommer a Mendoza-Granados

(1995) čas strávený hrou u skupiny hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*) žijící v bohatém prostředí se skupinou žijící v prostředí chudém. Příznivé podmínky bohatého prostředí (dostatek kvalitní potravy, vody, úkrytů a stínu) relativně zvýšily výskyt hry.

Jelikož je hra poměrně citlivým indikátorem kvality prostředí, navrhuji Oliviera et al. (2010) využít tohoto faktu pro indikaci welfare u zvířat v zajetí (chovaných jako užitková zvířata, pro výzkumné účely, v záchranných programech a podobně).

Struktura skupiny

Je zřejmé že věkové složení skupiny (především počet mláďat ve skupině) je jedním z faktorů ovlivňujících četnost výskytu herního chování (Poirier & Smith 1974). Čím více je ve skupince mláďat, tím větší šanci má jedinec s hravým záměrem najít stejně vyladěného herního partnera. Toto však platí v případě, že se soustředíme na hru sociální. Obecně platí, že právě počet mláďat ve skupině ovlivňuje typ hry (Visalberghi & Guidi 1998). Autorky zmíněné práce pozorovaly tři skupinky malp hnědých (*Cebus apella*), ve kterých bylo různé zastoupení mláďat. To mělo značný vliv na výskyt sociální hry, avšak celkový čas strávený hrou se výrazně nelišil. V nižších počtech se totiž mláďata více věnovala hře solitérní.

Popsat v jedné kapitole všechny faktory ovlivňující výskyt a variabilitu hry je nemožné. Při studiu hry je však důležité mít jejich existenci na paměti.

3. HERNÍ SIGNÁLY

Jak jsem již zmínila v předchozí kapitole, zvířata během hry užívají určité vzorce chování, které jsou převzaté z jiných kontextů (Loizos 1967). Může se jednat například o predanční a antipredanční chování, agresivní chování, nebo chování sexuální (Bekoff & Allen 1998). Zvířata se tedy vystavují riziku, že by mohlo dojít k vyložení těchto prvků herním partnerem dle jejich původního neherního kontextu. Bateson (1955) došel na základě pozorování hrajících si opic k závěru, že ke hře může dojít jen v případě, že jsou účastníci hry schopni určité úrovně metakomunikace (komunikace o komunikaci). To znamená, že hrající si jedinci jsou schopni svému partnerovi sdělit pomocí nějakého signálu, že právě teď se jedná o hru. Je několik způsobů, jak je možné to dát hernímu partnerovi najevo.

1) Bylo pozorováno, že prvky užití ve hře, se mohou lišit od jejich provedení v neherním kontextu v několika vlastnostech (Loizos 1967, Burghardt 2005 cit. z Burghardt 2010):

- prvky mohou mít v herní sekvenci jiné pořadí, než mají v neherním chování
- provedení prvků může být přehnané
- některé prvky mohou být opakovány častěji, než je běžné v neherním kontextu
- může dojít k přerušení sekvence prvků nějakým, pro původní kontext irelevantním, chováním
- sekvence prvků je více náhodná a méně předvídatelná než v neherních kontextech (Bekoff 1974)

2) Pouze pozmeněné provedení prvků převzatých z neherního chování však vždy nestačí. Proto zvířata k tomu, aby dala ostatním najevo svůj herní záměr, používají herní signály.

3.1 Vlastnosti herních signálů

Herní signály nejsou nutně použity v každé herní sekvenci, nicméně je velmi důležité, aby ve chvíli, kdy použity jsou, byly naprosto jednoznačné a nezaměnitelné se signály a prvky z jiných kontextů chování (Bekoff 1972). To by jim mělo zajistit několik následujících vlastností. Pohyby a výrazy nesoucí signální funkci by neměly být komplikované, proto se během jejich vývoje ztrácí některé prvky, které byly původně jejich součástí (Morris 1966). Signály také musí být dostatečně výrazné, aby upoutaly pozornost příjemce. Proto pohyby, které mají funkci signálu, bývají často prováděné přehnaně, nebo bývají různými způsoby

zvýrazněny (viditelné morfologické struktury, barva). Aby byly herní signály co nejvíce jednoznačné, mělo by jejich provedení být co nejvíce stereotypní (Bekoff 1975).

V některých pracích je jako jedna z určujících vlastností herních signálů uváděno použití těchto prvků výhradně v kontextu hry (Sade 1973), což by pak značně zvyšovalo jejich jednoznačnost. Nicméně i hravý úklon pozorovaný u psovitých, který je jednoznačně herním signálem, se může občas vyskytnout v jiných kontextech, jako například při námluvách (Bekoff 1974). Prvky, které Sade (1973) popsal u makaka rhesa (*Macaca mulata*) jako unikátní pro herní chování a nazval je herními signály, jsou specifické rotace hlavy. Tímto prvkem se podrobně zabývá u hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*) Petrů et al. (2008) a zjišťují, že stejné hlavové rotace se vyskytují i ve hře solitérní, což autory vede k závěru, že jejich význam není pouze signální a jejich funkce se ještě bude muset podrobným zkoumáním odhalit. To však nic nemění na principu, že pokud je prvek použit v menším počtu různých kontextů, jeho nezaměnitelnost je posílena.

Evoluční proces, kterým některé prvky nabývají signální funkce, se nazývá ritualizace a podrobněji ho popisují v kapitole 3.3.

3.2 Funkce herních signálů

Herní signály se mohou vyskytovat buďto na začátku herní sekvence, nebo během ní. Pokaždé je jejich funkce trochu odlišná.

Pokud se herní signály vyskytují na začátku herní sekvence, jejich funkcí je **iniciovat hru** (Bekoff 1975). Když si zvířata hrají, dominantní jedinci provádějí herní signály k iniciaci hry častěji než jedinci submisivní (Bekoff 1974, Pozis-Francois et al. 2004). Je logické, že pokud je partner větší či dominantnější, menší nebo podřízený jedinec je více ostražitý a je proto nezbytné, aby dominantní zvíře dalo dostatečně najevo svůj herní záměr (Pellis & Pellis 1997). Bekoff (1974) pozoroval dvojici mláďat kojota (*Canis latrans*) – dominantní samici a submisivního samce- a každé, když se samice snažila iniciovat hravou honičku bez toho, aby předtím předvedla herní signál, její snaha o iniciaci hry nebyla úspěšná.

Další možnost výskytu herního signálu je v průběhu herní sekvence. Bekoff (1995) popisuje, že herní signál (konkrétně hravý úklon) byl u pozorovaných psovitých šelem často užit v herní sekvenci těsně před či těsně po provedení akce, která by mohla být špatně pochopena a mohla by narušit **pokračování sociální hry**. Autor z toho vyvozuje závěr, že významem herních signálů užitých v průběhu herní sekvence je sdělit hernímu partnerovi, že „navzdory tomu, co se právě chystám udělat/co jsem právě udělal, chci stále pokračovat ve hře“. Bylo zjištěno, že kojoti reagují na hrozbu předvedenou herním partnerem během hry jinak, je-li předcházena či následována herním signálem, než když není (Bekoff 1975). Vyšle-li totiž jedinec dva protichůdné signály (herní signál a například signál hrozby), je ve většině případů přičtena větší významnost signálu hernímu (Loizos 1967).

Flack et al. (2004) provedli zajímavou studii na šimpanzech učenlivých (*Pan troglodytes*), kde mimo jiné zjistili, že hrají-li si spolu dvě mláďata, mezi kterými je značný věkový rozdíl, tak jedinci předvádějí více herních signálů, když je přítomna matka mladšího jedince, než když přítomna není. Znamená to, že v tomto případě není herní signál určen pouze hernímu partnerovi, ale i matce mladšího herního partnera. Mláďata se tím snaží vyhnout situaci, kdy by hra mohla být matkou přerušena.

Na základě poznatku, že herní signály se vyskytují ve větší míře ve chvíli, kdy je větší pravděpodobnost, že by mohlo dojít k přerušení hry (Flack et al. 2004), provedli Tacconi a Palagi (2009) studii na šimpanzech bonobo (*Pan paniscus*). Zkoumali, zda se četnost herních signálů zvyšuje, je-li omezen prostor, který má zvíře ke hře k dispozici a tudíž ve chvíli, kdy je zvýšené riziko konfliktních situací, které je vyvolané stresem z omezeného prostoru. Zjistili, že četnost herních signálů při kontaktní sociální hře byla v menším prostoru vyšší (srovnáván prostor o rozloze 230 m² a venkovní výběh o rozloze 5 000 m²). Různé prostorové podmínky neměly vliv na míru výskytu sociální hry, pouze na četnost herních signálů.

3.3 Signály a ritualizace

3.3.1 Signály

Signálem může být obecně jakýkoliv viditelný morfologický znak, vzorec chování, chemická substance či zvukový projev, které mají komunikační funkci, což znamená, že nějakým

způsobem ovlivňují chování jiných jedinců (Krebs & Dawkins 1984). Vzhledem k tématu mé bakalářské práce se dále budu zabývat především signály ve formě vzorců chování.

Aby signál plnil svou funkci, musí být pro příjemce dobře rozpoznatelný. Avšak se zvyšující se rozpoznatelností zároveň stoupá výše nutných nákladů na signál, třeba ve formě investované energie. Výsledná podoba signálu je proto jakýmsi kompromisem mezi co nejmenším úsilím (costs) a co největší rozpoznatelností (benefits) (Krebs & Dawkins 1984). Guilford a Dawkins (1990) pak pokračovali ve zkoumání hlavních selekčních tlaků ovlivňujících výslednou podobu a diverzitu signálů. Jejich závěry zmiňuji v následující kapitole.

3.3.2 Ritualizace

Proces, kterým signály vznikají, se nazývá ritualizace. Jedná se o evoluci pohybů, během které ztrácejí svou původní funkci a nabývají funkce komunikační (Tinbergen 1952). Primární funkce pohybu ustoupí na pozadí, nebo zcela zmizí (Lorenz 1966). Toho je dosaženo několika cestami.

U signálů může dojít v zájmu větší nápadnosti k přeháněnému provádění pohybů (Tinbergen 1952). To představuje zvětšení rozsahu pohybu, jeho frekvence nebo změnu rychlosti provádění pohybu (Tinbergen 1952, Morris 1966).

Aby byly signály co nejvíc jednoznačné, dochází během ritualizace k jejich zestereotypnění, což znamená, že se stávají co nejméně variabilní (Thorpe 1966). Dochází také k ubývání jednotlivých elementů, což dělá signál více jednoznačným (Morris 1966, Thorpe 1966).

Přidruženým efektem ritualizace může být vznik některých nápadných morfologických struktur, které signální efekt prvku určitým způsobem posílí (Tinbergen 1952).

Efektivnost signálu je tudíž zvýšena, je-li signál stereotypně prováděný, nápadný, jednoznačný a nezaměnitelný s jinými signály.

To, který signál nakonec bude evolučně úspěšný, tzn. do jaké podoby se vyvine, záleží především na příjemcích signálu (Zahavi 1980). Ti, podle toho do jaké míry se signál (ne)liší

od standardního provedení, věnují signálu patřičnou pozornost. Tuto myšlenku více rozpracovali Guilford a Dawkins (1990). Shrnují, že hlavními selekčními tlaky na výslednou podobu signálu je snadná detekovatelnost signálu, jednoduché rozlišení signálu od ostatních a také zapamatovatelnost, vše logicky z pohledu příjemce. Ve své práci také zdůrazňují, že při studiu signálů by se neměl jako konečný stav brát okamžik, kdy signál vyslaný jedincem doputuje k příslušnému smyslovému orgánu příjemce, ale měl by se klást důraz na procesy, které pak následují, jako je zapamatování si informace, rozhodování o významu signálu či volba odpovídající reakce. Obrovskou diverzitu signálů vysvětlují autoři tím, že každý příjemce (myšleno ve smyslu mezidruhového srovnání) má do určité míry jinak uzpůsobené smyslové orgány a liší se také v různých vlastnostech mozku a jeho struktur. Druhým zdrojem diverzity signálů je pak informace, kterou tyto prvky nesou.

3.3.3 Ritualizace během ontogeneze

Tomasello et al. (1994) přišli s teorií, že hlavním procesem osvojování si gest během ontogeneze není sociální učení (tzn. pomocí imitace) jak se do té doby předpokládalo, ale je jím ontogenetická ritualizace – ritualizace během ontogeneze. Jde o proces, kdy jedinec během života pozměňuje provedení a užití gest podle dřívějších reakcí příjemců těchto signálů. Analýzou jednotlivých gest studovaných u šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*) autoři zjišťují, že ve chvíli, kdy se jedinci po užití určitého gesta nedostane očekávané reakce, při dalším kontaktu často zkouší použít jiné gesto nebo původní signál pozmění. Tuto teorii ontogenetické ritualizace autoři potvrzují také zjištěním, že podobnost gest uvnitř jedné skupiny mláďat nebyla vyšší, než podobnost mezi gesty při srovnání dvou různých skupin s několikageneračním odstupem. V opačném případě (vnitroskupinová podobnost signálů vyšší než meziskupinová) by výsledky svědčily o učení pomocí imitace.

Teorii o ritualizaci během ontogeneze potvrzuje i studie na gorile nížinné (*Gorilla gorilla*) (Pika et al. 2003) a na šimpanzovi bonobo (*Pan paniscus*) (Pika et al. 2005), kdy autoři provedli analýzu jednotlivých gest a srovnávali míru jejich podobnosti uvnitř skupin a mezi skupinami.

4. KONKRÉTNÍ HERNÍ SIGNÁLY

Nejvíce studií týkajících se hry a herních signálů bylo doposud provedeno především na psovitých šelmách (e.g. Fox 1970, Bekoff 1974, 1977, 1995), hlodavcích (e.g. Pellis & Pellis 1991,) a primátech (e.g. Tomasello et al. 1994, Pika et al. 2003, 2005, Petrů et al. 2008, 2009, Palagi 2006, 2009, Pellis & Pellis 1997). Pro uspokojující zodpovězení otázek týkajících se herních signálů však stále není provedeno dostatečné množství detailních analýz prvků hry u jednotlivých druhů. Sekvenční analýzy herního chování u různých druhů by tak otevřely možnost důkladnějšího mezidruhového srovnání, což by zajisté pomohlo odhalit nové poznatky o herních signálech i hře obecně. V této kapitole uvádím přehled některých herních signálů, které již byly podrobně prozkoumány.

4.1 Play bow (hravý úklon)

Jedním z velmi dobře prozkoumaných herních signálů je tzv. hravý úklon - play bow, a to především u psovitých šelem. Jedná se vysoce ritualizovaný stereotypně prováděný prvek, kdy jedinec pokrčí přední končetiny tak, že spočívá na předloktích, zatímco zadní končetiny má stále napnuté. Tato pozice může být doprovázena máváním ocasem a štěkáním (Bekoff 1974). Hravý úklon se vyskytuje jak na počátku herní interakce, kdy slouží jako výzva ke hře, tak i v průběhu herní sekvence, kdy se jedinec snaží svému hernímu partnerovi sdělit, že se stále ještě jedná o hru (Bekoff 1977). Hravý úklon bývá použit téměř výhradně v kontextu hry (Bekoff 1972).

Podrobným zkoumáním hravého úklonu u psovitých šelem bylo zjištěno, že první předvedený hravý úklon mláďat odchovaných v izolaci se téměř neliší od herních úklonů jedinců, kteří vyrůstali ve smečce, a jeho provedení se nemění ani s věkem (Bekoff 1977). Tento poznatek svědčí o tom, že schopnost provádět tento prvek je z velké části vrozená.

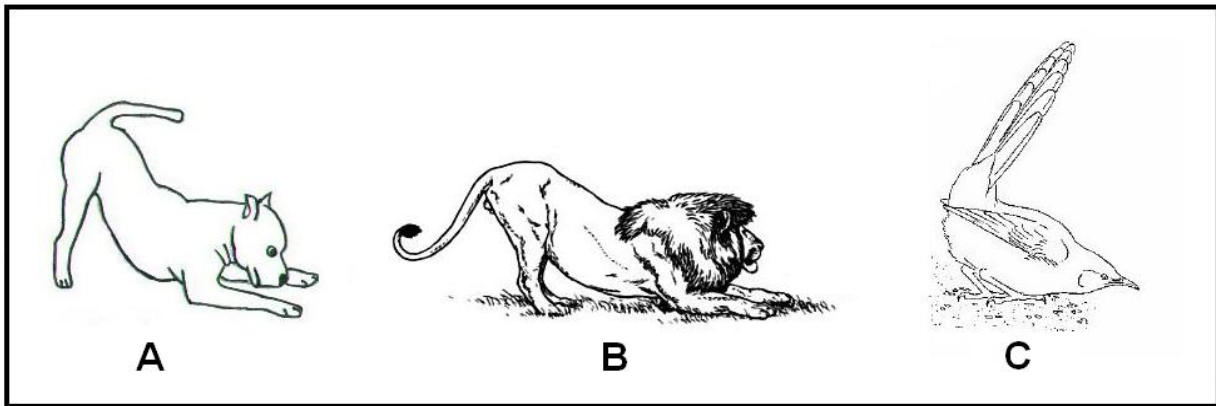
Hravý úklon byl popsán u některých dalších savců, například u lvů (*Panthera leo*) (Schaller 1972).

Tento herní signál byl však pozorován také u zástupce z ptačí říše, timálie šedé (*Turdoides squamiceps*). Při provádění tohoto prvku stojí jedinec s hlavou směřující k zemi, nohy má roztažené a ocasní část těla je zdvižena do výšky (Pozis-Francois et al. 2004). Autoři článku pozorovali, že i timálie používají tento prvek k iniciaci hry nebo k setrvání ve hře, například

po drsném hravém souboji, kde by mohlo dojít ke špatné interpretaci tohoto agresivního chování a tím k přerušení hry.

Na obrázku 2 lze pozorovat provedení hravého úklonu u psa (2A), lva (2B) a timálie (2C).

Obr. 2: Hravý úklon: A. pes (*Canis familiaris*), B. lev (*Panthera leo*), C. timálie (*Turdoides squamiceps*)



Zdroj: A. pes (Marie Palečková), B. lev (Richard Keane, převzato z Schaller 1972), C. timálie (Walter Ferguson, převzato z Pozis-Francois 2004)

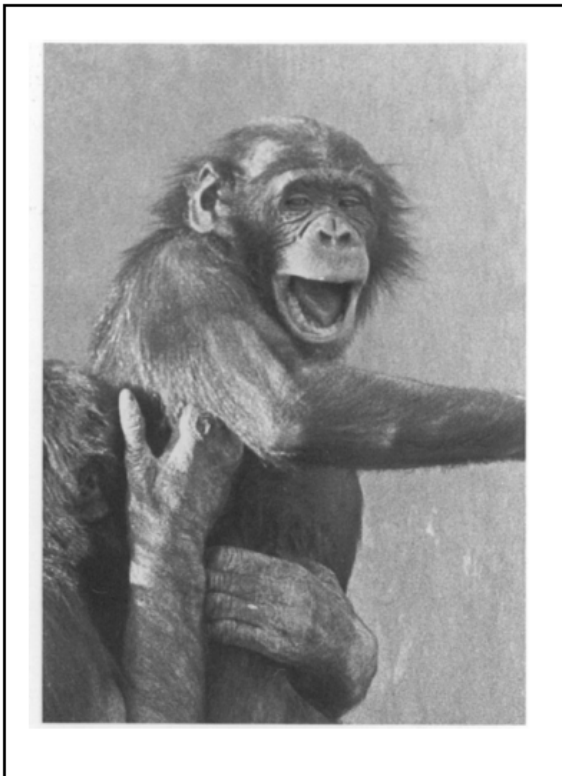
U kojotů se hravý úklon vyvinul v další ke hře vyzývající prvek, tak zvaný play dance – hravý tanec (Bekoff 1972). Tento projev prvně popisuje Fox (1970). Jedná se o sled prvků, kdy jedinec prudce poklesne v předních nohách, překulí se na záda a kroučí se. Projev je doprovázen zdůrazněným odvrácením pohledu od partnera, vztyčováním a sklápěním uší a otevřenou tlamou.

4.2 Play face (hravý obličej)

V sociální hře primátů se často vyskytuje prvek zvaný play face - hravý obličej, nebo také open-mouth face – obličej s otevřenou tlamou. Při provádění tohoto signálu má zvíře doširoka otevřená ústa, rty mohou zakrývat horní řadu zubů a oční víčka jsou lehce přivřená (Loizos 1967). Při sociální hře primátů může mít otevření úst vícero významů (Pellis & Pellis 1997). V této srovnávací studii tří druhů primátů docházejí autoři k těmto třem hlavním funkcím otevření úst při hravém zápasení: pokus partnera kousnout, hrozba mající za úkol potlačit snahu partnera o vyvolání herní interakce a konečně funkce herního signálu. Jedná-li se o snahu herního partnera kousnout, otevřená ústa jsou směřována přímo na cílovou oblast kousnutí a není zde snaha zvýšit viditelnost otevřených úst (Pellis & Pellis 1996).

Palagi (2006) rozlišuje dva typy hravého obličej: play face (PF) a full play face (FPF). Zatímco při FPF má zvíře otevřenou tlamu a obě řady zubů jsou viditelné, při PF je tlama také otevřena, ale jedinec odhaluje pouze spodní řadu zubů (obrázek 3). Van Lawick-Goodall (1968 citováno z Palagi 2006) pozorovala na šimpanzech, že odhalování obou řad zubů při hravém obličejí souvisí s vyšší intenzitou hry. Palagi (2006) ve své práci srovnává četnost výskytu FPF u šimpanze bonobo (*Pan paniscus*) a šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*). Vyšší výskyt FPF u šimpanze bonobo si vysvětluje častějším výskytem drsného herního chování. FPF může být doprovázen zvukovými projevy popisovanými jako funivý smích (de Waal 1988).

Obr. 3: Hravý obličej juvenilního samce šimpanze bonobo (*Pan paniscus*)



Zdroj: převzato z de Waal 1988

Bolwig (1964) přišel s teorií, že hravý obličej, stejně jako lidský úsměv, se mohl vyvinout z grimasy předcházející hravému kousání (play-biting), kdy jedinec má otevřená ústa, rty jsou napnuté a většinou zcela zakrývají zuby.

4.3 Face paw

Dalším prvkem chování, který může být použit jako výzva ke hře, je tzv. face paw (Bekoff 1972, pozorováno u psovitých šelem), viz. obrázek 4. Jedinec při něm natahuje jednu ze svých předních končetin, tlapkou směřujíc proti obličeji herního partnera (Bekoff 1974). Tento herní signál byl popsán i u mláďat medvěda baribala (*Ursus americanus*) jako častý iniciační prvek sociální hry (Henry & Herrero 1974). Tento prvek se u obou skupin může vyskytovat i v průběhu hry.

Obr. 4: Face paw u mláďete psa (*Canis familiaris*) vpravo



Zdroj: Bekoff 1974

4.4 Další herní signály

Škála signálů, které zástupci jednotlivých druhů zvířat používají k iniciaci a udržení hry, je opravdu různorodá. V této podkapitole uvádím ještě několik výše nezmíněných herních signálů.

Wilson a Kleinman (1974) popisují mláďe tuleně obecného (*Phoca vitulina concolor*), které vyzývá ke hře jiné jedince tím, že svou hlavou a rameny spočine na zádech herního partnera.

U timálií šedých (*Turdoides squamiceps*) byly popsány (kromě hravého úklonu popsaného výše) i další herní signály. Například byl pozorován jedinec, který vyzýval jiného jedince k sociální hře s předmětem tím, že vzal do zobáku větvičku, zdvihl hlavu, napnul krk a poskakoval před herním partnerem (Pozis-Francois et al. 2004).

U makaka rhesa (*Macaca mulatta*) byla pozorována matka, která své potomky vyzývala ke hře tím, že se k mládřatům otočila zády a dívala se na ně skrz své zadní nohy (Loizos 1967).

Lemuři kata (*Lemur catta*) používají jako herní signál tzv. tail-play (Palagi 2009). Lemuři si při provádění tohoto prvku třou ocas o žlázu na předloktí a v některých případech pak ocasem mávají před herním partnerem. Ve své studii autorka zjistila, že jedinci používají tento herní signál častěji ve chvíli, hrají-li si s partnerem, kterého méně znají a se kterým mají slabší sociální vazby (hodnoceno podle míry vzájemné péče o srst – grooming). Tento jev si autorka vysvětluje tím, že nemá-li zvíře o svém herním partnerovi dostatek informací, je více ostražitě, a proto signalizuje svůj hravý záměr intenzivněji. Tento signál má pravděpodobně kromě vizuální složky i složku olfaktorickou.

Dalším typem používaných herních signálů jsou hlasové projevy zvířat. Matsusaka (2002) detailně prozkoumal u šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*) prvek zvaný play panting, což je hravé funění podobné lidskému smíchu. U tohoto projevu byla jeho funkce herního signálu zvažována. Provedenou analýzou Matsusaka zjistil, že play panting až na výjimečné případy nepředchází jednotlivé herní interakce, tudíž nenese funkci iniciačního prvku. Jedinci play panting často prováděli, když byli během hry cílovým objektem hravého kousání nebo „lechtání“. Zároveň v tuto chvíli předváděli pohyby, kterými se snažili naznačit, že chtějí z této herní interakce uniknout. Avšak pokud byly tyto pokusy o ukončení interakce doprovázeny popsánymi zvukovými projevy, hra pokračovala. Funkcí play panting tedy je, že jedinec, který je cílem některé z výše uvedených akcí (hravé kousání, „lechtání“), dává pomocí tohoto zvukového projevu svému hernímu partnerovi najevo, že chce pokračovat ve hře i přesto, že se může zdát, že se snaží herní interakci ukončit. Tyto projevy podobající se lidskému smíchu byly kromě šimpanzů pozorovány i u goril, orangutanů a některých dalších druhů primátů.

Zvukové projevy vydávané při hře byly studovány také u hlodavců. Panksepp (2007) shrnuje ve své práci poznatky o laboratorních potkanecích a uvádí, že mládřata potkanů často vydávají

při hravém zápasení ultrazvuk o frekvenci 50 kHz. Tento zvuk lze také vyvolat při nahrazení herního partnera rukou člověka, která simuluje hravé zápasení a jedince „lechtá“. Potkani, kteří jsou hlušší, vykazují menší míru hravého chování. Na základě těchto poznatků autor usuzuje, že ultrazvuk který potkani vydávají, by mohl mít podobnou funkci jako lidský smích.

Signální funkce hlasových projevů byla v kontextu hry zkoumána také u psů (*Canis familiaris*). Štěkání je u psů velmi variabilní a jelikož ostatní psovitě šelmy tuto vysokou variabilitu zvukových projevů nevykazují, je tento jev vysvětlovaný jako vedlejší produkt domestikace, kdy se tyto projevy stávají prostředkem komunikace mezi člověkem a psem (Pongrácz et al. 2006). Pongrácz et al. (2006) tuto komunikační funkci dokazují studií, kdy lidem s různou zkušeností se psy přehrávali nahrávky psího štěkotu z různých kontextů a pokusné osoby pak měly kontext (respektive emoční stav vokalizujícího psa) odhadnout. Jedním z emočních stavů byla i hravá nálada. Lidé jednotlivé stavy rozlišovali především podle výšky tónu a intervalu mezi jednotlivými slabikami.

Někteří autoři ve svých studiích označují názvem herní signál i projevy, které tak úplně nesplňují vlastnosti, které jsou pro herní signály typické. Jak jsem již psala na začátku třetí kapitoly, herní záměr jedince lze rozpoznat nejen podle herních signálů. Ty se v některých herních sekvencích nemusí vůbec vyskytovat. Hravý záměr se pak pozná podle většího rozsahu pohybů („přeháněné pohyby“), změny pořadí prvků, zrychlení/zpomalení tempa atp. (Loizos 1967).

Jedním z takových případů, kdy se zdá pojmenování „herní signál“ trochu unáhlené, je často uváděný „hravý příchod“. Například Watson a Croft (1993) ve své práci o hravém zápasení klokana rudokrkého (*Macropus rufogriseus banksianus*) navrhuji hravý příchod (zde pojmenován skipping) jako jeden z možných herních signálů u tohoto druhu. Jedná se o hopsavý, přehnaně prováděný příchod. Sice se podle autorů jedná o uniformně prováděný prvek, který se vyskytuje výhradně v kontextu hry, nicméně z popisu prvku je jasné, že označení herní signál není zcela správné. Vhodnějším označením by bylo indikátor hry, protože jak zmiňuji výše, zvířatům často stačí pro rozpoznání herního kontextu přeháněné provádění pohybů převzatých z neherního chování (zde „přehnaně prováděný příchod“). Teprve v situacích, kde toto nestačí, přicházejí na řadu herní signály.

5. ZÁVĚR

Herní chování má mnoho různorodých podob. Je to dáno tím, že se jedná o velmi komplexní chování, protože zvířata ve hře užívají jak prvky převzaté z jiných typů chování (agresivní chování, predační chování, sexuální chování a další) (Bekoff & Allen 1998), tak i prvky, které jsou unikátní pouze pro hru. Mezi tyto pro hru jedinečné prvky spadají i herní signály, které jsou velmi zajímavou a důležitou složkou hry. Mají zde svou metakomunikační funkci (Bateson 1955), což znamená, že samy nesou informaci o ostatních prvcích v herní sekvenci. Jedinec pomocí nich sděluje ostatním svůj hravý záměr, může být díky nim hra iniciována, nebo je jimi dosaženo bezkonfliktního pokračování hry (Bekoff 1995).

Kromě již detailně prozkoumaných herních signálů jako je například play bow a play face, můžeme najít v herní sekvenci mnoho prvků, u nichž nebyla jejich funkce zcela objasněna. Tím se nám otevírá široký prostor pro další oblasti studia. Další zkoumání jejich funkce může odhalit více o fenoménu hry a nám tak pomoci postupně zjistit, proč se toto fascinující chování v evoluci druhů objevilo a je nadále udržováno a jaký má pro hrající si jedince přínos.

Kromě objevu nových poznatků, které mohou být využity v různých oborech, jako je evoluční biologie, psychologie, kognitivní etologie, ekologie, neurobiologie a další, nám studium hry může pomoci i v řešení některých problémů v oborech aplikované vědy. Jedním z takových případů může být využití hry jako indikátoru kvality prostředí u zvířat držených v zajetí.

Za poslední půl století toho o herním chování bylo mnoho napsáno a zjištěno. Zatím však není dostatek detailních analýz hry a prvků, které se ve hře vyskytují. Zanalyzováním herních sekvencí jednotlivých druhů nám bude umožněno provádět podrobné mezidruhové srovnávání. Proto se chystám ve svém navazujícím magisterském studiu pokračovat v rozsáhlé práci mé konzultantky, Mgr. Milady Petřů, PhD., a budu zkoumat herní chování hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*) pomocí detailní sekvenční analýzy.

6. POUŽITÁ LITERATURA

(Nepřímé citace jsou označeny hvězdičkou*)

Auger, A.P & Olesen, K.M. 2009. Brain Sex Differences and the Organisation of Juvenile Social Play Behaviour. *Journal of Neuroendocrinology* 21, 519–525.

Bateson, G. 1955. A Theory of Play and Fantasy. *Psychiatry research Reports* 2, 39-51.

*Bierens de Haan, J.A. 1952. The Play of a Young Solitary Chimpanzee. *Behaviour* 4, 144-156.

Bekoff, M. 1972. The Development of Social Interaction, Play, and Metacommunication in Mammals: An Ethological Perspective. *The Quarterly Review of Biology* 47. 412-434.

Bekoff, M. 1974. Social Play and Play-soliciting by Infant Canids. *American Zoologist* 14, 323-340.

Bekoff, M. 1975. The Communication of Play Intention: Are Play Signals Functional? *Semiotica* 15, 231-239.

Bekoff, M. 1977. Social Communication in Canids: Evidence for the Evolution of a Stereotyped Mammalian Display. *Science* 197, 1097-1099.

Bekoff, M. 1984. Social Play Behavior. *BioScience* 84, 228-233.

Bekoff, M. 1995. Play Signals as Punctuation: The Structure of Social Play in Canids. *Behaviour* 132, 419-429.

Bekoff, M. & Allen, C. 1998. Intentional Communication and Social Play: How and Why Animals Negotiate and Agree to Play. In: *Animal Play. Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives* (Ed. by M. Bekoff & J.A. Byers) Cambridge, Cambridge University Press.

Bolwig, N. 1964. Facial Expression in Primates with Remarks on a Parallel Development in Certain Carnivores (a preliminary report on work in progress). *Behaviour* 22, 167-192.

*Burghardt, G.M. 1984. On the Origins of play. In: *Play in Animals and Humans* (Ed. by Smith, P.K.) Basil Blackwell, Oxford. 5-42.

Burghardt, G.M., Ward, B. & Rosscoe, R. 1996. Problem of Reptile Play: Environmental Enrichment and Play Behavior in a Captive Nile Soft-Shelled Turtle, *Trbnyx triunguis*. *Zoo Biology* 15, 223-238.

Burghardt, G.M. 1998. Play. In: *Comparative Psychology: a Handbook* (Ed. by A. Greenberg & M. Haraway), 725-735. New York, Garland Press.

*Burghardt, G.M. 2005. *The Genesis of Animal Play: Testing the Limits*. Cambridge, MA: MIT Press.

Burghardt, G.M. 2010. The Comparative Reach of Play and Brain: Perspective, Evidence and Implications. *American Journal of Play* 2, 338-356.

Byers, J.A. 1998. Biological Effects of Locomotor Play: Getting into Shape, or Something More Specific? In: *Animal Play. Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives* (Ed. by M. Bekoff & J.A. Byers), pp. 205-220. Cambridge, Cambridge University Press.

Byers, J.A. 1999. The Distribution of Play Behaviour among Australian Marsupials. *Journal of Zoology* 247, 349-356.

Byers, J.A. & Walker, C. 1995. Refining the Motor Training Hypothesis for the Evolution of Play. *The American Naturalists* 146, 25-40.

Chau, M.J., Stone, A.I., Mendoza, S.P. & Bales, K.L. 2008. Is play behavior sexually dimorphic in monogamous species? *Ethology* 114, 989-998.

Curtin, R.A. 1984. Play, Practise and Predictability in Nonhuman Primates: A Study of the Langur *Presbytis entellus*. In: *Current Primates Researches* (Ed. by Roonwal, M.L, Mohno, S.M. & Rathore, N.S.) University Press. Jodhpur. 287-294

de Waal, F.B.M. 1988. The Communicative Repertoire of Captive Bonobos (*Pan paniscus*), Compared to That of Chimpanzees. *Behaviour* 106, 183-251.

Diamond, J. & Bond, A.B. 2003. A Comparative Analysis of Social Play in Birds. *Behaviour* 140, 1091-1115.

Fagen, R. 1974. Selective and Evolutionary Aspects of Animal Play. *The American Naturalist* 108, 850-858.

*Fagen, R. 1981. *Animal Play Behavior*. Oxford University Press, New York.

Fedigan, L. 1972. Social and Solitary Play in a Colony of Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Primates* 13, 347-364.

Flack, J.C., Jeannotte, L.A. & De Waal, F.B.M. 2004. Play Signaling and the Perception of Social Rules by Juvenile Chimpanzees (*Pan Troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology* 118, 149-159.

Fox, M.W. 1970. A Comparative Study of the Development of Facial Expressions in Canids; Wolf, Coyote and Foxes. *Behaviour* 36, 49-73.

Guilford, T. & Dawkins, M.S. 1990. Receiver Psychology an the evolution of Animal Signals. *Animal Behaviour* 42, 1-14.

*Harlow, H. 1963. Basic Social Capacity of Primates, In: *Primate social behavior*. (Ed. by C. H. Southwick) D. Van Nostrand Company, Inc., Princeton, 153-161.

Henry, J.D. & Herrero, S.M. 1974. Social Play in the American Black Bear: Its Similarity to Canid Social Play and an Examination of Its Identifying Characteristics. *American Zoologist* 14, 371-389.

- Iwaniuk, A.N., Nelson, J.E. & Pellis, S.M. 2001. Do Big-brained Animals Play More? Comparative analyses of play and relative brain size in mammals. *Journal of Comparative Psychology* 115, 29-41.
- Krebs, J.R. & Dawkins, R. 1984. Animal Signals: Mind-reading and Manipulation. In *Behavioural ecology An evolutionary approach*. (Ed. by J. R. Krebs & N. B. Davies) Blackwell Scientific Publications, 380-405.
- Kuba, M.J., Byrne, R.A., Meisel, D.V. & Mather, J.A. 2006. When Do Octopuses Play? Effects of Repeated Testing, Object Type, Age and Food Deprivation on Object Play in *Octopus vulgaris*. *Journal of Comparative Psychology* 120, 184-190.
- Lee, P.C. 1984. Ecological Constraints on the Social Development of Vervet Monkeys. *Behaviour* 91, 245-262.
- Lewis, K. P. & Barton, R. A. 2006. Amygdala Size and Hypothalamus Size Predict Social Play Frequency in Nonhuman Primates: A Comparative Analysis Using Independent Contrasts. *Journal of Comparative Psychology*, 120, 31-37.
- Loizos, C. 1967. Play Behaviour in Higher Primates: a Review. In: *Primate Ethology* (Ed. by D. Morris). Anchor Books, Chicago. 226-282.
- Lorenz, K.Z. 1966. Evolution of Ritualization in the Biological and Cultural Spheres. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 273-284.
- Mancini, G. & Palagi, E. 2009. Play and Social Dynamics in a Captive Herd of Gelada Baboons (*Theropithecus gelada*) *Behavioural Processes* 82, 286-292.
- Matusaka, T. 2004. When Does Play Panting Occur During Social Play in Wild Chimpanzees? *Primates* 45, 221-229.
- Morris, D. 1966. The Rigidification of Behaviour. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 327-330.
- Oliveira, A. F. S., Rossi, A. O., Silva, L. F. R., Lau, M. C. & Barreto, R.E. 2010. Play Behaviour in Nonhuman Animals and the Animal Welfare Issue. *J Ethol* 28, 1-5.
- Ortega, J.C. & Bekoff, M. (1987). Avian Play: Comparative Evolutionary and Developmental Trends. *Auk* 104, 338-341.
- Palagi, E. 2006. Social Play in Bonobos (*Pan paniscus*) and Chimpanzees (*Pan troglodytes*): Implications for Natural Social Systems and Interindividual Relationships. *American journal of physical anthropology* 129, 418-426.
- Palagi, E. 2007. Play at Work: Revisiting Data Focusing on Chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Anthropological Sciences* 85, 63-81.

- Palagi, E. 2009. Adult Play Fighting and Potential Role of Tail Signals in Ringtailed Lemurs (*Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology* 123, 1-9.
- Panksep, J. 2007. Neuroevolutionary Sources of Laughter and Social Joy: Modeling Primal Human Laughter in Laboratory Rats. *Behavioural Brain Research* 182, 231-244.
- Pellis, S.M. & Pellis, V.C. 1991. Role Reversal Changes During the Ontogeny of Play Fighting in Male Rats Attack vs. Defense *Aggressive Behavior* 17, 179-189.
- Pellis, S.M. & Pellis, V.C. 1996. On Knowing it's Only Play: The Role of Play Signals in Play Fighting. *Aggression and Violent Behavior* 1, 249-268.
- Pellis, S.M. & Pellis, V.C. 1997. Targets, Tactics, and the Open Mouth Face during Play Fighting in Three Species of Primates. *Aggressive Behavior* 23, 41-57.
- Pellis, S.M. & Iwaniuk, A.N. 2000. Adult-adult Play in Primates: Comparative Analysis of its Origin, Distribution and Evolution. *Ethology* 106, 1083-1104.
- Petrů, M., Špinka, M., Lhota, S. & Šípek, P. 2008. Head Rotations in the Play of Hanuman Langurs (*Semnopithecus entellus*): Description and Analysis of Function. *Journal of Comparative Psychology* 122, 9-18.
- Petrů, M., Špinka M., Charvátová, V. & Lhota, S. 2009. Revisiting Play Elements and Self-Handicapping in Play: A Comparative Ethogram of Five Old World Monkey Species. *Journal of Comparative Psychology* 123, 250-263.
- Pika, S., Liebal, K. & Tomasello, M. 2003. Gestural Communication in Young Gorillas (*Gorilla gorilla*): Gestural Repertoire, Learning, and Use. *American Journal of Primatology* 60, 95-111.
- Pika, S., Liebal, K. & Tomasello, M. 2005. Gestural Communication in Subadult Bonobos (*Pan paniscus*): Repertoire and Use. *American Journal of Primatology* 65, 39-61.
- Poirier, F.E. & Smith, E.O. 1974. Socializing Functions of Primate Play. *American Zoologist* 14, 275-287.
- Pongrácz, P., Molnár, C. & Miklósi, A. 2006. Acoustic Parameters of Dog Barks Carry Emotional Information for Humans. *Applied Animal Behaviour Science* 100, 228-240.
- Pozis-Francois, O., Zahavi, A. & Zahavi, A. 2004. Social Play in Arabian Babblers. *Behaviour* 141, 425-450.
- Sade, D.S. 1973. An Ethogram for Rhesus Monkey, I. Antithetical contrasts in posture and movements. *American Journal of Physical Anthropology* 38.
- Schaller, G.B. (1972). *The Serengeti Lion: A Study of Predator-prey Relations*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 155-166.

Sharpe, L.L., Clutton-Brock, Brotherton, P.N., Cameron, E.Z. & Cherry, M.I. 2002. Experimental Provisioning Increases Play in Free-Ranging Meerkats. *Animal Behaviour* 64, 113-121.

Sommer, V. & Mendoza-Granados, D. 1995. Play as Indicator of Habitat Quality: a Field Study of Langur Monkeys (*Prsbytis entellus*). *Ethology* 99, 177-192.

Symons, D. 1974. Aggressive Play and Communication in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). *American Zoologist* 14, 317-322.

Špinka, M., Newberry, R.C. & Bekoff, M. 2001. Mammalian play: Training for the Unexpected. *The Quarterly Review of Biology* 76.

Tacconi, G. & Palagi, E. 2009. Play Behavioural Tactics under Space Reduction: Social Challenges in Bonobos, *Pan paniscus*. *Animal Behaviour* 78, 469-476.

Thompson, K.V. 1996. Play-partner Preferences and the Function of Social Play in Infant Sable Antelope, *Hippotragus niger*. *Animal Behaviour* 52, 1143-1155.

Thor, D. H. & Holloway, W. R. 1984. Developmental Analyses of Social Play Behavior in Juvenile Rats. *Bulletin of the Psychonomic Society* 22, 587-590.

Thorpe, W.H. 1966. Ritualization in Ontogeny: I. Animal Play. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 311-319.

Tinbergen, N. 1952. "Derived" Activities; Their Causation, Biological Significance, Origin, and Emancipation During Evolution. *The Quarterly Review of Biology* 27, 1-32.

Tomasello, M., Call, J., Nagell, K., Olguin, R. & Carpenter, M. 1994. The Learning and Use of Gestural Signals by Young Chimpanzees: A Trans-generational Study. *Primates* 35, 137-154.

*van Lawick-Goodall J. 1968. The Behaviour of Free-living Chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monography* 1.161–311.

Visalberghi, E. & Guidi, C. 1998. Play Behaviour in Young Tufted Capuchin Monkeys. *Folia Primatologica* 69, 419-422.

Watson, D.M. & Croft, D.B. 1993. Playfighting in Captive Red-Necked Wallabies, *Macropus rufogriseus banksianus*. *Behaviour* 126, 219-245.

Wilson, S.C. & Kleiman, D.G. 1974. Eliciting Play: A Comparative Study. *Ameican Zoologist* 14, 341-370.

Zahavi, A. 1980. Ritualization and the Evolution of Movement Signals. *Behaviour* 72, 78-81.

- české překlady latinských názvů jednotlivých druhů živočichů byly čerpány z elektronické encyklopedie rostlin, hub a živočichů **BioLib**, www.biolib.cz

7. ZDROJE OBRÁZKŮ

obrázek 1

převzato z Burghardt, G.M. 2010. The Comparative Reach of Play and Brain: Perspective, Evidence and Implications. *American Journal of Play* 2, 338-356.

obrázek 2B

Richard Keane (převzato z Schaller, G.B. (1972). The Serengeti lion: A Study of Predator-prey Relations. The University of Chicago Press, Chicago and London, 155-166.)

obrázek 2C

Walter Ferguson (převzato z Pozis-Francois, O., Zahavi, A. & Zahavi, A. 2004. Social Play in Arabian Babblers. *Behaviour* 141, 425-450.)

obrázek 3

fotografie převzata z de Waal, F.B.M. 1988. The Communicative Repertoire of Captive Bonobos (*Pan paniscus*), Compared to That of Chimpanzees. *Behaviour* 106, 183-251.

obrázek 4

fotografie převzata z Bekoff, M. 1974. Social play and play-soliciting by infant canids. *American Zoologist* 14, 323-340.