

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra zoologie



Diplomová práce

**Sebehandicapování v hravém chování hulmana posvátného**  
**(*Semnopithecus entellus*)**

Milada Petruš

Přírodovědecká fakulta UK  
KNIHOVNA ZOOLOGIE



3233176528

2005

DP 2812

UNIVERSITA KARLOVA v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra zoologie  
Viničná 7, 158 44 Praha 2  
UK-84

2960/05

Školitel: RNDr. Marek Špinka, CSc.

Prohlašuji, že jsem práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury.

Milada Petru

*Milada Petru*

Na tomto místě bych chtěla poděkovat všem, kteří ke vzniku této práce nějakým způsobem pomohli a přispěli. Největší dík určitě patří mému školiteli RNDr. Marku Špinkovi, CSc., který mi věnoval neobyčejné množství času a předával mi své zkušenosti a rady ve všem, co bylo potřeba. Opravdu upřímné díky! Za námety a připomínky a za to, že mě přivedl k hulmanům, děkuji Mgr. Stanislavu Lhotovi. Za všechnou pomoc a ochotu děkuji celému týmu oddělení etologie VÚŽV v Uhříněvsi, dále také za technickou výpomoc a zázemí. Petru Šípkovi děkuji za natočení části videozáznamu, Vratislavu Kšádovi pak za digitalizaci a další pomoc při zpracování. Chtěla bych poděkovat všem členům naší indické skupiny za spolupráci a hlavně indické rodině Rajawatů, kteří mě přijali za vlastní, pečovali o mě a zpříjemňovali mi chvíle strávené v Indii. V neposlední řadě patří dík mým rodičům, kteří po celou dobu stáli za mnou, a dále všem mým blízkým.



**Sebehandicapování v hravém chování hulmana posvátného  
(*Semnopithecus entellus*)**

Milada Petru

# OBSAH

<b>1 ÚVOD .....</b>	<b>1</b>
<b>2 LITERÁRNÍ PŘEHLED .....</b>	<b>3</b>
<b>2.1 VYMEZENÍ, VÝSKYT A KATEGORIZACE HRY .....</b>	<b>3</b>
<b>2.1.1 DEFINICE .....</b>	<b>3</b>
<b>2.1.2 ROZDĚLENÍ HRY .....</b>	<b>4</b>
<b>2.2 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ HRU .....</b>	<b>6</b>
<b>2.3 FUNKCE HRY .....</b>	<b>8</b>
<b>2.3.1 INVESTICE A RIZIKA PŘI HŘE .....</b>	<b>8</b>
<b>2.3.2 HYPOTÉZY O FUNKCI HRY .....</b>	<b>8</b>
<b>2.4 SEBEHANDICAPOVÁNÍ .....</b>	<b>11</b>
<b>2.4.1 DVĚ HYPOTÉZY PRO FUNKCI SEBEHANDICAPOVÁNÍ .....</b>	<b>11</b>
<b>2.4.2 PŘÍKLADY SEBEHANDICAPOVÁNÍ .....</b>	<b>12</b>
<b>2.5 HERNÍ SIGNÁLY .....</b>	<b>19</b>
<b>2.5.1 OBECNÉ VLASTNOSTI HERNÍCH SIGNÁLŮ .....</b>	<b>19</b>
<b>2.5.2 KONKRÉTNÍ PŘÍKLADY .....</b>	<b>20</b>
<b>2.6 RITUALIZACE .....</b>	<b>23</b>
<b>2.6.1 CHARAKTERISTIKA RITUALIZOVANÝCH PRVKŮ .....</b>	<b>23</b>
<b>2.6.2 FUNKCE RITUALIZACE .....</b>	<b>26</b>
<b>2.6.3 RITUALIZOVANÉ CHOVÁNÍ U PRIMÁTŮ .....</b>	<b>27</b>
<b>3 CÍL PRÁCE .....</b>	<b>29</b>
<b>4 METODIKA .....</b>	<b>32</b>
<b>4.1 STUDOVANÝ DRUH .....</b>	<b>32</b>
<b>4.2 LOKALITA .....</b>	<b>34</b>
<b>4.3 SBĚR A ZPRACOVÁNÍ DAT .....</b>	<b>34</b>
<b>5 VÝSLEDKY .....</b>	<b>37</b>
<b>5.1 PREDIKCE P<sub>1A</sub> VS. P<sub>1B</sub> .....</b>	<b>37</b>
<b>5.2 PREDIKCE P<sub>2A</sub> VS. P<sub>2B</sub> .....</b>	<b>45</b>
<b>5.2.1 ROTACE HLAVY .....</b>	<b>45</b>
<b>5.2.2 SVALENÍ .....</b>	<b>46</b>
<b>5.2.3 ZAVĚŠOVÁNÍ .....</b>	<b>46</b>
<b>5.3 PREDIKCE P<sub>3A</sub> VS. P<sub>3B</sub> .....</b>	<b>47</b>
<b>5.4 PREDIKCE P<sub>4A</sub> VS. P<sub>4B</sub> .....</b>	<b>49</b>
<b>5.4.1 ROTACE HLAVY .....</b>	<b>49</b>
<b>5.4.2 SVALENÍ .....</b>	<b>52</b>
<b>5.4.3 ZAVĚŠOVÁNÍ .....</b>	<b>55</b>
<b>5.4.4 PODROBNÁ POST HOC ANALÝZA ROTACE HLAVY .....</b>	<b>58</b>
<b>6 DISKUZE .....</b>	<b>65</b>
<b>7 SOUHRN A ZÁVĚR .....</b>	<b>73</b>
<b>8 LITERATURA .....</b>	<b>76</b>
<b>9 DODATKY .....</b>	<b>83</b>

Přiložené CD s videoetogramem na zadní straně

## 1 ÚVOD

Studium hravého chování, které budu označovat také zkráceně jako „hra“, přitahuje pozornost již několikáté generace zoologů, etologů, psychologů i evolučních biologů. Jedná se totiž o oblast chování nesmírně zajímavou, která zůstává pro vědce těchto oborů intelektuální výzvou. Přestože je hravému chování věnována značná pozornost, nejpodstatnější otázky týkající se charakteru, mechanismů ontogeneze a zejména funkce hry zůstávají nezodpovězené.

Ve své diplomové práci se zabývám hrou ze dvou úhlů pohledu. V první části (Literární přehled) stručně shrnuji některé dosud shromážděné poznatky a názory na hru z hlediska její definice, kategorizace a faktorů jí ovlivňujících. Podrobněji pak rozebírám otázku funkce hry a fenomény sebehandicapování, herních signálů a ritualizace při hře, neboť na tato téma navazuje druhá, empirická, část mé práce. V té se zabývám testováním několika predikcí, vyplývajících ze dvou protichůdných hypotéz o funkci hry, a to na základě dat získaných z vlastních videonahrávek hravého chování hulmanů posvátných v lokalitě Bhangarh v severozápadní Indii.

## 2 LITERÁRNÍ PŘEHLED

### 2.1 VYMEZENÍ, VÝSKYT A KATEGORIZACE HRY

#### 2.1.1 DEFINICE

Lidský pozorovatel, ať už laik či odborník, dokáže většinou hravé chování spolehlivě rozpoznat, zřejmě podle citu založeného na vlastní zkušenosti. Z toho vyplývá, že různé typy hravého chování musí mít určité společné vlastnosti, podle kterých lze hru identifikovat. Vymezit hravé chování od ostatního přesnou definicí je však obtížný úkol, který doposud nebyl vyřešen.

Hravé chování se vyskytuje u mnoha různých druhů a zahrnuje množství rozmanitých pohybových prvků. Struktura hry (prvky chování a jejich časový sled) je velice rozmanitá nejen mezi jednotlivými druhy, ale jsou i podstatné rozdíly uvnitř druhu. Proto je generalizace tak obtížná. Také selekční tlaky ovlivňující hru se pravděpodobně druh od druhu liší (Bekoff 1982).

Některí autoři proto zastávají názor, že hra není homogenní kategorie (Gomendio 1988, Burghardt 1998, 1999).

Přesto se u hry, ač se jedná o tak vysoce proměnlivou oblast chování, dají vysledovat i některé společné charakteristiky, které spojují všechny, byť v lecčem rozdílné typy hry (Fagen 1981, Bekoff & Byers 1998). Spíš se dá předpokládat, že hra u savců má společný fylogenetický původ a jednotnou původní funkci, než že se různé, na první pohled podobné, projevy hravého chování vyvinuly opakovaně a nezávisle během evoluce. Je jednodušší vidět jednotnost hry, než najít zřetelné hranice, které by ji rozdělovaly na několik kategorií (Špinka et al. 2001).

Poněkud zdlouhavá a neurčitá, ale zatím asi nejvýstižnější a nejužitečnější definice hry je, že hravé chování má většinu (ne však vždycky nutně všechny) z následujících charakteristik:

- 1) Obsahuje prvky převzaté z jiných kontextů, kde mají okamžitý a zřetelný biologický cíl (Loizos 1967, Bekoff 1974, Fagen 1981). Hra bývá někdy definována jako chování, které nemá zřetelný biologický cíl, obsahuje prvky nebo se zaměřuje na předměty, které se přímo nevztahují k okamžitému přežití. Prvky převzaté z jiných kontextů mohou mít modifikovanou formu a také odlišnou motivaci než prvky v původním kontextu (Loizos 1967, Burghardt 1999).
- 2) Tyto prvky jsou začleněny do pozměněné, vysoce proměnlivé, nepředvídatelné sekvence. Pravděpodobnost, že se prvek objeví, je jen velmi málo závislá na předchozí události.

Sekvence je náhodná a méně předvídatelná než sekvence vážného boje, námluv nebo lovů kořisti (Loizos 1967, Bekoff 1974, Fagen 1981, Burghardt 1999).

3) Sekvence může být fragmentovaná, tj. přerušená nějakou irelevantní aktivitou a dokončena později (Loizos 1967).

4) Prvky mají modifikovanou formu, pohyby jsou přehnané, neekonomické a neefektivní (Loizos 1967, Bekoff 1974, Poirier & Smith 1974, Fagen 1981, Burghardt 1999).

5) Některé prvky jsou v sekvenci mnohokrát opakovány (Loizos 1967, Bekoff 1974, Fagen 1981).

6) Jednotlivé pohyby nemusí být kompletní, a to jak na začátku tak na konci (Loizos 1967, Fagen 1981, Burghardt 1999).

7) Na začátku nebo během hry se většinou objevují specifické herní signály včetně gest, postojů, výrazů tváře, způsobu pohybu, pachů a zvuků (Bekoff 1974, Fagen 1981). Hru poznáme podle přítomnosti některých jedinečných prvků chování a absence jiných, podle jedinečné formy, orientace, trvání a intenzity těch prvků, které se vyskytují i v jiných kontextech (Fagen 1981).

8) Jedinci si střídají dominantní a podřízené role (Fagen 1981).

9) Ve hře se objevuje sebehandicapování (Fagen 1981).

10) Mnoho definic hry operuje s pojmy potěšení, zábava, radost, odměna a pozitivní působení, chování je spontánní, dobrovolné, úmyslné (Burghardt 1998, 1999).

## 2.1.2 ROZDĚLENÍ HRY

Hra bývá tradičně rozlišována na tři kategorie: lokomoční, sociální a hru s předmětem.

### Lokomoční hra

Za lokomoční hru se považuje hravá pohybová aktivita v prostředí, nezaměřená na nějaký objekt. Zahrnuje běh, různé poskoky, otočky, akrobatické prvky apod. Většinou je do této kategorie zařazována pouze solitérní hra.

### Sociální hra

Pokud zvíře při hře ovlivňuje chování jiného jedince, nebo naopak na jeho chování reaguje, jedná se o sociální hru (Bekoff 1984). Sociální hra zahrnuje hravé honičky, hravé zápasení, hravou formu sexuálního či predacního chování nebo jinou formu hry, kdy je v kontaktu více jedinců.

### Hra s předmětem

Hra s předmětem je hravá aktivita, která je zaměřena na nějaký neživý objekt (Bekoff 1984). Ve skutečnosti však nemusí jít o příliš homogenní kategorii, mohou se v ní objevovat různé lokomoční projevy i prvky typické pro sociální hru.

Mezi těmito kategoriemi však existuje mnoho přechodných typů. Sociální hra i hra s předmětem mohou být ve své podstatě lokomoční a solitérní hra může zahrnovat jak hru lokomoční tak hru s předmětem (Bekoff 1984, Burghardt 1998). Proto je rozlišení těchto kategorií užitečné zejména pro přehlednost či z didaktického hlediska. Kontrast solitérní versus sociální hra má však i důležitý biologický význam: zatímco v čistě solitérní hře nehrají prvky se signální funkcí logicky žádnou roli, v sociální hře jsou naopak velmi důležité. Protože tento rozdíl je velmi významný pro empirickou část mé práce, budu se v dalším textu přidržovat označení lokomoční hra pro hravou pohybovou aktivitu v prostředí u zvířete momentálně neinteragujícího s jinými jedinci a termín sociální hra pro hru, kdy je v kontaktu či interakci dvě nebo více zvířat.

## 2.2 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ HRU

Hra je charakteristická svou vysokou proměnlivostí. Navíc výskyt, délka nebo forma hry i v rámci jednoho druhu může být ovlivněna řadou faktorů.

Například s věkem se mění výskyt i forma hry. Hra se neobjevuje hned po narození, ale až o trochu později. Potom její množství rychle stoupá, tvoří vrchol, ale období vrcholu je krátké a množství hry klesá často až k nule (Byers 1998). Největší výskyt hry nastává v tzv. senzitivní periodě, během které má největší vliv na vývoj zvířete (Byers & Walker 1995). Během ontogeneze se také mění převažující typy hry nebo herní strategie (Zucker & Clarke 1992, Watson & Croft 1996, Burghardt 1998). Mláďata jsou většinou hravější než dospělí.

Množství a forma hry kromě věku také závisí na pohlaví jedinců (Poirier & Smith 1974, Le Resche 1976, Biben 1989, Tartabini 1991). U většiny primátů juvenilní a subadultní samci jasně preferují hravé zápasení a zdržují se ve skupinách daleko od matky. Stejně staré samice si hrají méně často, zdržují se spíš ve společnosti dospělých samic a zajímají se o novorozená mláďata (Poirier & Smith 1974).

Na hravé chování může mít vliv také velikost a struktura skupiny (Poirier & Smith 1974, Visalberghi & Guidi 1998). S rostoucí velikostí skupiny a počtem mláďat roste počet dostupných herních partnerů a stoupá tak četnost hry (Poirier & Smith 1974, Zucker & Clarke 1992).

Vývoj a množství hry souvisí i s vlastnostmi prostředí, ve kterém jedinci žijí, například s počasím, hustotou predátorů, úrovní viditelnosti spojenou s typem vegetace nebo reliéfem krajiny (Sommer & Mendoza-Granados 1995). Jak ukazují terénní studie zvířat stejného druhu žijících v odlišném prostředí (dželady (*Theropithecus gelada*) Barrett et al. 1992, hulmani posvátní (*Semnopithecus entellus*) Sommer & Mendoza-Granados 1995, surikaty (*Suricata suricatta*) Sharpe et al. 2002), hravé chování výrazně závisí na kvalitě a dostatku potravy. Zvířata si výrazně méně hrála v období sucha, kdy kvalita potravy byla nízká, a zvířata si tak nemohla dovolit vydávat relativně vysoké množství energie ve hře. Zdroje byly rozptýlené, takže obstarávání potravy zabralo více času a zbývalo méně času na hravé interakce (Barrett et al. 1992). Hulmani v prostředí bohatém na zdroje si hráli mnohem častěji a déle než hulmani v chudém prostředí (Sommer & Mendoza-Granados 1995).

Existuje veliká variabilita v míře a komplexitě hry mezi jednotlivými taxony, která se může vztahovat k rozdílné ekologii, vývoji, fyziologii, důležitosti učení a normálnímu repertoáru chování (Burghardt 1998). Ekologická nika ovlivňuje hravé chování kvalitativně i kvantitativně. Predátorské druhy (př. kočky) vykazují více hry s předmětem související s predací a býložravé druhy sloužící často jako kořist (př. jeleni) se věnují více lokomoční hře

související s rychlostí a hbitostí při útěku (Burghardt 1998). Terestrické druhy primátů obecně tráví hrou více času než arboreální druhy. Může to být tím, že soudržnější terestričtí makaci a paviáni potřebují hru pro udržení soudržnosti tlupy a kooperace mezi dospělými (Poirier & Smith 1974).

Srovnávací studie savčích řádů (Iwaniuk et al. 2001) ukazuje signifikantní pozitivní korelaci mezi hrou a relativní velikostí mozku. Množství sociální hry je také signifikantně pozitivně korelováno s relativní velikostí neokortexu (Lewis 2000). Nejkomplikovanější a nejkomplexnější formy hry se objevují u takových savců, jako jsou sociální šelmy (kočky, vlci, kojoti, psi, medvědi), kytovci a primáti s vysoce vyvinutou kůrou mozkovou a relativně vysokým encefalizačním kvocientem. Také ptáci s velkým mozkem jako papoušci a krkavcovití jsou považováni za vysoce hravé (Fagen 1981).

Hravé chování je pozorováno, když je zvíře zdravé, najedené a není ve stresu (např. hrozba predátora, drsné mikroklima, sociální nestabilita) (Bughardt 1999).

## **2.3 FUNKCE HRY**

### **2.3.1 INVESTICE A RIZIKA PŘI HŘE**

V některých definicích se objevuje, že hra není adaptivní a že nemá okamžitý biologický cíl, tj. nemá hodnotu pro přežití (Loizos 1967, Burghardt 1999). Kdyby však žádný prospěch jedincům nepřinášela, nebyla by selekcí udržována a neobjevovala by se v takové míře.

Při hře totiž zvířata musí zaplatit určité „náklady“, tzn. hra má nevyhnutelně určité aspekty, které snižují šanci jedince na přežití a úspěšný vývoj a tím na reprodukční úspěch. To platí v několika ohledech (Curtin 1984, Biben 1998, Burghardt 1998):

- 1) hře věnují čas, který by mohla využít na zdánlivě důležitější aktivity
- 2) vydávají při ní značné množství energie
- 3) riskují fyzické zranění
- 4) hra může přejít v agresi a tím narušit vzájemné vztahy
- 5) při hře je zvýšené riziko predace, ať už přilákáním predátora (například vokalizací či nápadnými pohyby při hře) nebo sníženou bdělostí vůči okolí.

### **2.3.2 HYPOTÉZY O FUNKCI HRY**

Jak je zřejmé, hra je chování do určité míry riskantní a vyžadující čas i energii. Ale jakou má vlastně funkci, proč si zvířata hrají a jaký užitek jim to přináší, jsou otázky, na které se dosud nepodařilo najít uspokojivou odpověď. Zatímco „náklady“ na hru jsou zřejmé, není zřetelné, jakého charakteru je zisk z ní pramenící či v jakých jednotkách (méně) ho měřit. U krmení, soubojů či páření je zřejmé, jakým mechanismem tyto aktivity zvyšují vyhlídky na přežití či zplození potomků a lze také použít určitou „měnu“ na měření tohoto zisku (např. netto příjem energie, zvýšení počtu samic v harému, délka držení teritoria či počet kopulací). U hry však takovýto logicky zřejmý způsob měření zisku není zřetelný, a proto je funkční interpretace hry ve smyslu adaptivní hodnoty obtížná.

Kvůli variabilitě vzorců hry někteří vědci tvrdí, že hra může mít různé funkce u jedinců různého druhu nebo jedinců různého věku či pohlaví u stejného druhu (Bekoff & Byers 1998). Je obecně přijímáno, že hravé chování je důležité pro rozvoj budoucích dovedností nutných pro přežití. Navrženo a publikováno bylo mnoho hypotéz, z nichž nejdůležitější jsem shrnula ve své seminární práci. Podrobněji zde uvádím jen dvě z nich, na které se budu dále odvolávat.

## **Hypotéza tréninku pro nečekané události**

Podle hypotézy tréninku pro nečekané události (Špinka et al. 2001) se ve hře objevují sekvence, ve kterých zvíře ztrácí plnou kontrolu nad svými pohyby, prostorovým a smyslovým vnímáním. Zvíře se učí improvizovat v takovýchto situacích a snaží se dostat zpět do normální pozice. Kromě toho, že dochází k rozvoji pohybové všeestrannosti, se zvíře učí vyrovnat se emocionálně s takovými situacemi, kdy je náhle překvapeno nebo dezorientováno. To může být často rozhodující otázka života a smrti např. při útěku před predátorem. Podle Špinky et al. se ve hře tedy střídají lokomoční prvky podobné těm z „vážného“ kontextu a projevy, při kterých zvíře snadno ztrácí kontrolu nad svými pohyby. Zvíře samo vyhledává a vytváří nečekané události pomocí sebehandicapování, to znamená, že se aktivně staví do nevhodné pozice či situace. Během hry se učí, jak se s takovými nečekanými událostmi vyrovnat.

## **Hypotéza procvičování**

Asi nejvíce akceptovanou teorií je hypotéza procvičování. Groos (1898 cit. v Burghardt 1998) uvedl, že hra je instinktivní ontogenetický proces, který připravuje jedince na pozdější život zdokonalováním kritických vzorců chování.

Od té doby našla tato hypotéza široký okruh zastánců, kteří ji různě upravují a modifikují. Pravidelné procvičování určitého chování zvyšuje účinnost jeho provedení v dospělosti (Loizos 1967, Fagen 1981, Curtin 1984). Klíčové elementy sociálního života, vznik a rozvoj sociálních vazeb, čištění, prvky sexuálního chování a agrese jsou do jisté míry naučené a procvičované v herní skupině (Poirier & Smith 1974). Podle Bekoffa (1982) hra slouží k procvičování určitých dovedností hlavně agonistických a predáčních. Biben (1998) připouští, že hra je v určitém směru procvičování a příprava na chování v dospělosti, kterému se podobá. Ovšem hravé zápasení může být viděno spíše obecně jako praxe pro sociální interakce než jako konkrétní příprava pro boj. Taktéž Symons (1974) tvrdí, že hra zřejmě neslouží k učení, zdokonalování a procvičování agonistických signálů, ale může napomáhat rozvoji agonistické komunikace v obecnějších směrech – seznámení se s ostatními, seznámení se s výrazy tváře, zvýšení fyzické tolerance k ostatním atd. Je zřejmé, že v těchto volnějších modifikacích, kdy autoři zdůrazňují spíše trénink obecnějších schopností než nácvik specifických prvků či sekvencí chování, se tato hypotéza přibližuje hypotéze tréninku pro nečekané události.

Jednou z variant hypotézy procvičování byla možnost, že hra prostě slouží ke zvyšování fyzické zdatnosti, tedy modelování svalů, zvýšení jejich síly a vytrvalosti, zvýšení

kapacity plic (Fagen 1981). Tuto možnost přesvědčivě vyvrátili Byers a Walker (Byers & Walker 1995, Byers 1998). Tato hypotéza je podle nich nepravděpodobná proto, že a) fyziologické reakce mizí brzy po skončení tréninku, efekt je jen dočasný, přesto se hra u většiny živočichů vyskytuje jen v určité periodě, b) cvičení je nedostačující na to, aby vyvolalo příslušné fyziologické reakce, c) procvičování není věkově omezené, mělo by se tedy vyskytovat v každém období. Naproti tomu tito autoři navrhli hypotézu senzitivní periody, podle které má hra specifický a permanentní neurofyziologický efekt, který vede ke zdokonalení dovedností, optimálnímu poměru rychlost/síla a lepší ekonomičnosti důležitých druhově specifických pohybu (Byers 1998). Největší výskyt hry nastává v tzv. senzitivní periodě, během které má největší vliv na vývoj zvířete. Specifické pohyby při hře umožňují diferenciaci svalových vláken a cerebellární synaptogenezi, což jsou dlouhotrvající efekty hry (Byers & Walker 1995).

## 2.4 SEBEHANDICAPOVÁNÍ

### 2.4.1 DVĚ HYPOTÉZY PRO FUNKCI SEBEHANDICAPOVÁNÍ

Žádná z hypotéz, která se snažila vysvětlit funkci hry, není zcela všeobecně přijímána. Možným vysvětlením by také mohlo být to, že opravdu není možné najít jednu funkci pro veškeré hravé chování, že je možné hru rozdělit na dílčí prvky, z nichž každý může mít jinou funkci, byť už odpovídající publikovaným hypotézám.

Tuto hypotézu jsem se pokusila otestovat ve své diplomové práci na základě výskytu sebehandicapujících prvků, které se ve hře velmi hojně vyskytují. Jedná se o prvky, kdy se zvíře záměrně, svým vlastním přičiněním dostává do nějakým způsobem nevýhodné pozice, ať už v oblasti sociální (ke hře si vybere silnějšího partnera, při hře se slabším partnerem neužije svoji plnou sílu) nebo v oblasti pohybové, kdy dočasně ztrácí kontrolu nad svými pohyby (sem patří rychlé rotační pohyby, zejména hlavy, hra v nevýhodné poloze, např. vleže na zádech, v závěsu, neobvyklé způsoby lokomoce, např. bipední chůze, akrobatické prvky, výběr nevhodného substrátu atd.).

Jak je patrné, tyto sebehandicapující prvky jsou velice různorodé a to nejen strukturně, ale mohou být rozdílné i co do funkce. Podle toho by se také mělo lišit jejich zastoupení v sociální a lokomoční hře. Názory na strukturu a funkci sebehandicapujících prvků se výrazně liší u dvou zmiňovaných hypotéz, tedy hypotézy tréninku nečekaného a hypotézy o procvičování.

Podle **hypotézy tréninku pro nečekané události** (Špinka et al. 2001) slouží hra k nácviku reakcí při nečekaných situacích. Zvíře při hře samo vyhledává a vytváří takovéto situace, ze kterých se pak snaží dostat do normálu. V sekvenci se střídají prvky podobné normálnímu vážnému chování a sebehandicapující prvky, projevy náhlé ztráty kontroly. Jedinec se tak učí vypořádat s nenadálými událostmi jak fyzicky tak emocionálně při hře, tedy za relativně bezpečných okolností. To se mu bude určitě hodit v dospělosti, např. při pádu, setkání s predátorem, boji atd. Stejnou funkci by měly mít i sebehandicapující prvky. Měly by znáhodňovat hru, vytvářet co možná nejpředvídatelnější situace. Sebehandicapováním zvíře úmyslně ztrácí kontrolu nad svými pohyby a aktivně se staví do nevýhodné pozice a situace (Špinka et al. 2001). Sebehandicapující prvky vedou k dočasné ztrátě kontroly, to znamená, že po nich snadno může následovat ztráta rovnováhy, pád, uklouznutí, svalení, ztráta kontroly nad předmětem, ztráta útočné pozice.

Sebehandicapující prvky mají tedy funkci znáhodňující. Měly by tedy být variabilní, co možná nejpřeměnlivější, aby mohly v různých kombinacích vytvářet nepredikovatelné situace.

Kromě znáhodňující funkce můžou sebehandicapující prvky nabýt i další, a to signální funkce. Když je zvíře v nešikovné pozici nebo provádí sebehandicapující pohyb, je to informace pro jeho partnera, že na něj nechce v dané chvíli zaútočit (Špinka et al. 2001). Sebehandicapování může mít tedy i úlohu při komunikaci mezi jedinci a sloužit jako herní signál. Aby byl signál co nejfektivnější v přenosu určité informace, měl by být jasný a srozumitelný. Toho je dosaženo procesem ritualizace, při kterém klesá variabilita projevu, díky čemuž se zvyšuje jednoznačnost.

Takovéto ritualizované sebehandicapující prvky by zapadaly i do **hypotézy** o funkci hry coby **nácviku dovednosti**. Podle ní slouží hra k procvičování konkrétních schopností, které bude zvíře v dospělosti potřebovat. Neměly by se v ní tedy vyskytovat prvky kontraproduktivní k tomuto cíli, což neritualizované sebehandicapující prvky, jak už z názvu vyplývá, bezesporu jsou. Pokud se tedy ve hře přeci jen vyskytnou, budou mít komunikační funkci. Měly by být vysoce ritualizované a sloužit jako herní signály. Zvíře, které je v nevýhodné pozici, není nebezpečné a je atraktivním herním partnerem.

Z uvedeného vyplývá, že podle hypotézy tréninku pro nečekané události by se v lokomoční i sociální hře měly vyskytovat variabilní sebehandicapující prvky, mající znáhodňující funkci. Ritualizované sebehandicapující prvky se signalizační funkcí by se měly vyskytovat pouze v sociální hře, kde je důležitá komunikace mezi partnery. Podle hypotézy procvičování by se variabilní sebehandicapující prvky ve hře vyskytovat neměly. V sociální situaci by se mohly objevovat ritualizované sebehandicapující prvky.

#### 2.4.2 PŘÍKLADY SEBEHANDICAPOVÁNÍ

Sebehandicapování znamená, že zvíře provádí určité chování způsobem, který je samotné znevýhodňuje (Bekoff 2001a,b), tj. ztěžuje dosažení „cíle“, ke kterému chování směruje. Jak vlastně mohou sebehandicapující prvky vypadat a jak zvíře znevýhodňují, jsem podrobně shrnula ve své seminární práci, zde uvádím stručný výtah.

#### VYROVNÁNÍ SIL

Sebehandicapování se může projevit tím, že větší, starší nebo dominantnější zvíře neužívá svoji plnou sílu při hře s menším, mladším nebo podřízeným zvířetem, ale přizpůsobuje své chování tak, že zmírňuje své výhody oproti méně zkušenému partnerovi (Watson & Croft 1996). Sebehandicapování většího a silnějšího partnera bylo pozorováno například u klokanů rudokrkých (*Macropus rufogriseus*) (Watson & Croft 1996), tchořů tmavých (*Potorius putorius*) (Poole 1966), kojotů (*Canis latrans*) (Bekoff & Allen 1998,

Bekoff 2001a,b), domácích prasat (*Sus scrofa f. domestica*) (Donaldson et al. 2002), syslů kolumbijských (*Spermophilus columbianus*) (Steiner 1971), kotulů veverovitých (*Saimiri sciureus*) (Biben 1989), paviánů pláštíkových (*Papio hamadryas*) (Le Resche 1976, Pereira & Preisser 1998), šimpanzů (*Pan troglodytes*) (Flack et al. 2004).

#### - při zápasení

Sebehandicapováním snižuje pravděpodobnost získání převahy ve hře, jsou vyrovnavány rozdíly v dominanci mezi nerovnými partnery a jejich rozdíly ve schopnosti zápasit. (Fagen 1981). Silnější partner tak může udržovat nebo posilovat herní interakci, která by jinak mohla skončit, protože by pro slabšího partnera přinášela příliš velká rizika (Pereira & Preisser 1998). Sebehandicapování je tím výraznější, čím je větší asymetrie mezi partnery (Pellis & Pellis 1998, Flack et al. 2004).

#### - při honičkách

Vyrovnavání sil se však neomezuje jen na hravé zápasení. Silnější zvíře se může sebehandicapovat při hravých honičkách tím, že neběží plnou rychlostí (Le Resche 1976, Fagen 1981) či provádí akrobatické prvky, které ho zpomalují a určitě mu nepomáhají získat výhodu nad svým partnerem (Curtin 1984).

Stejný zpomalující efekt má také časté ohlížení prvního zvířete během honění. Zvíře se plně nesoustředí na co nejrychlejší běh, ale velice často se otáčí, někdy i zastavuje, dívá se na svého partnera. Udržuje tak s ním kontakt a průběh hry (vlastní pozorování hulmanů posvátných).

### ZMĚNA ROLÍ

Při hře velice často dochází ke střídání rolí. Jedno zvíře má vždy navrch nad tím druhým, ale tyto úlohy si mohou střídat. Výše postavené zvíře dovolí podřízenému zaujmout dominantní roli (Biben 1998), chvíli může partnera honit a chvíli může být honěno, chvíli zaujmí útočnou a chvíli obrannou roli (Poole 1966, 1978, Steiner 1971, Le Resche 1976, Fagen 1981).

Takovéto chování podporuje hru, zmenšuje rozdíly mezi zvířaty (Bekoff & Allen 1998, Biben 1998, Fagen 1981), které by podřízeného jedince mohly zastrašit. Níže postavení mají více možností být v roli dominantního, což udržuje jejich zájem (Biben 1998).

Ovšem sebehandicapování v sociálních interakcích není vyhrazeno jen silnějším jedincům. Sebehandicapovat se můžou jak dominantní, tak níže postavení jedinci. Oba tak dávají najevo svůj záměr ve hře pokračovat. Pokud se sebehandicapuje dominantní, může tím sdělovat partnerovi „nechci se ti dál nadřazovat“, pokud níže postavený, říká „nezkouším tě ovládnout“ (Bekoff & Allen 1998).

Je ovšem otázka, kdy už sebehandicapování opravdu znamená znevýhodnění. Například pokud si silnější partner hraje se slabším, přizpůsobuje mu svou sílu. Jedná se tedy spíše o určitou formu seberestrikce, aby hra mohla pokračovat. Za sebehandicapování se to dá považovat až v případě, kdy se ocitne v pozici, ze které už je pro něho těžké se dostat.

## VÝBĚR NEVHODNÉHO PARTNERA

- **hra se silnějším**

Za jistý způsob sebehandicapování se dá považovat i výběr silnějšího partnera ke hře, který je jistě ve výhodě jak při zápasení tak při honičkách. V tomto případě má sebehandicapování zřetelně znáhodňující a nikoli komunikační funkci.

- **provokování**

Někdy si mládě ke hře vybere dospělé zvíře, které není vůbec herně naladěno a na jeho výzvu může reagovat dokonce agresí.

## NEVÝHODNÁ POZICE

Pokud je zvíře v nevýhodné sebehandicapující pozici, je jeho partnerovi zřejmé, že pro něj není nebezpečné, nemůže ho ohrozit, napadnout ho. Sebehandicapující jedinec tak může dát najevo, že si chce hrát. Sebehandicapování může být signálem neagresivního záměru (Paquette 1994).

- **hlava níž než partnerova**

Při hravém zápasení je velmi nevýhodné a nešikovné, když je hlava zvířete níž než hlava partnera. Ten ho pak může velice snadno napadnout, kousnout a získat převahu. Tato pozice může tedy velice dobře fungovat jako herní signál, který nese informaci, že zvíře nechce partnera ohrozit, ale že si chce hrát.

U psovitých šelem se často vyskytuje tzv. hravý úklon (*play bow*). Zvíře skrčí přední nohy, sníží přední část těla, zůstává stát na vzpřímených zadních (Bekoff 1977). Úklon tedy staví zvíře do nehrozící pozice (Bekoff 1995, Bekoff & Allen 1998). Z této pozice je také

nemožné přímo na „protivníka“ skočit, k tomu je třeba naopak zadní nohy pokrčit a přední část mít nad nimi. Jedná se tedy o pozici sebehandicapující.

- **leží na zádech nebo na boku**

Pokud zvíře leží na zádech, je také velice nepravděpodobné, že zaútočí. Zvíře se proto často sebehandicapuje tím, že se před svým partnerem svalí na záda. Situace je stejná, když zvíře leží na boku, nemůže hned zaútočit, partner nad ním má navrch.

- **zavěšování za končetiny či za ocas**

Primáti se při hře dost často zavěšují za končetiny (Fontaine 1994, vlastní pozorování), a to i když se tento prvek u nich v dospělosti nevyskytuje, jako např. u hulmanů posvátných. Při hře se zavěšují za všechny čtyři končetiny, za tři, za obě ruce nebo jen za jednu, což je samozřejmě různou měrou handicapuje. Primáti s chápavým ocasem se při hře mohou zavěšovat i za ocas (Fontaine 1994). Zavěšování je zvlášť nevýhodnou pozicí při hravém zápasení, které je tímto velice ztíženo.

## ZPŮSOB LOKOMOCE

Při hře zvířata ne vždy používají co nejefektivnější způsob lokomoce.

- **hravý eval**

Charakteristickým způsobem lokomoce během hry u řady zvířat je hravý eval. Při hravém evalu zvíře rozhazuje nohama do stran, což je velmi neefektivní způsob lokomoce. Zvíře to určitě zpomaluje, narušuje rovnováhu a nepřispívá to ani k nácviku pohybových schopností potřebných v dospělosti.

- **vyhýbání se kvadrupední lokomoci**

Někteří primáti se při hře snaží vyhýbat kvadrupední lokomoci (Fontaine 1994) a používají nejrůznější pohybové prvky, viz dále.

- **poskoky**

Během hry zvířata místo normální kvadrupední lokomoce požívají poskoky, výskoky.

- **bipední skoky**

Ještě obtížnější jsou skoky pouze na zadních končetinách, které se někdy objevují během hry u hulmanů posvátných (vlastní pozorování).

- **bipední chůze**

Bipední chůze je mezi současnými savci plně přirozená pouze pro člověka. Při hře je však často pozorována i u řady ostatních primátů (Fontaine 1994, vlastní pozorování). Hulmani posvátní se v dospělosti téměř nikdy nepohybují chůzí po dvou končetinách. Ta, pokud se vyskytuje ve hře, pouze ztěžuje pohyb zvířete.

- **brachiace či pohyb v kvadrupedním závěsu**

Stejně tak brachiace, neboli pohyb v závěsu za ruce, nebo pohyb v závěsu za všechny čtyři končetiny, kdy je zvíře navíc ještě hlavou dolů, fungují jako sebehandicapující, pokud to pro zvíře není přirozený způsob lokomoce i v dospělosti.

Hulmani posvátní v dospělosti žádný z těchto způsobů pohybu nebo zavěšování nepoužívají. Každý z nich lokomoci znatelně ztěžuje a je tedy zřetelně sebehandicapující.

## OMEZENÍ SMYSLOVÉHO VNÍMÁNÍ

Zvíře během hry může dočasně ztráct kontrolu nad svými pohyby a polohou také tím, že omezí vnímání pomocí některých smyslů. Konkrétně mám teď na mysli zrak, který je u většiny druhů při hře nejdůležitější.

- **zavírání očí**

Při pozorování hulmanů posvátných jsem si všimla, že při hře často na několik sekund zavírají oči. Tím jsou výrazně omezeni a znevýhodněni oproti svému partnerovi. Tento projev je běžný při hře u většiny, ne-li u všech, druhů opic (Lhota, osobní sdělení).

- **asymetrické úklony hlavy**

Asymetrické úklony hlavy vedou k tomu, že oči nejsou stejně vysoko, což není ideální pro binokulární vidění a tedy například odhad vzdálenosti.

## POHYBY ZHORŠUJÍCÍ ORIENTACI

- **rotační pohyby**

Rychlé rotační pohyby opět vedou k dočasné ztrátě rovnováhy, zhoršení orientace v prostoru a tím ztrátě kontroly nad pohyby zvířete. Tyto pohyby jsou tedy výrazně sebehandicapující. Lokomoční rotační pohyby jsou hlavní složkou herního repertoáru a zdá se, že jsou přítomné ve hře všech savců (Wilson & Kleiman 1974). Patří sem rychlé rotační pohyby hlavou nebo celým tělem. Poměrně běžným prvkem hry u hulmanů posvátných je zaklánění hlavy, kdy zvíře zakloní hlavu dozadu nebo navíc ještě mírně do strany. Tím jednak na chvíli ztratí partnera z očí, často bývá také spojeno se zavřením očí, a jednak tento pohyb může vést ke ztrátě rovnováhy a zhoršení orientace.

- **akrobatické prvky**

Do hry jsou často zakomponovány nejrůznější akrobatické prvky, které nemají žádnou úlohu při nacvičování dovedností a určitě zvíře nikterak nezvýhodňují, spíš naopak. To platí například u akrobatických prvků objevujících se při honičkách, které zvíře zpomalují a určitě mu nepomáhají získat výhodu nad svým partnerem (Curtin 1984).

Mezi takovéto prvky patří různé pируety, pivoty – zvíře vyskočí a otočí se aspoň o 90°, a další, které jsem zaznamenala u hulmanů posvátných – stojka, přemět, kotrmelec, bipední postoj.

- **hlavou dolů**

Při hře se zvířata velice často ocitnou hlavou dolů a to záměrně. Při šplhání po kmeni lezou hlavou dolů, při doskoku na větev se obrátí hlavou dolů, při pohybu v kvadrupedním závěsu rovněž. Mohou se prát zavřena za končetiny či ocas, při čemž visí hlavou dolů (Fontaine 1994, vlastní pozorování). Tato poloha zvířeti znesnadňuje orientaci v prostoru, čímž ho znevýhodňuje oproti partnerovi, vytváří neobvyklé situace, ze kterých se jedinec snaží dostat.

## DRŽENÍ A PŘENÁŠENÍ PŘEDMĚTU

Při hře, ať už lokomoční nebo sociální, kdy se zvíře nezaměřuje na hrani s určitým předmětem, tento předmět drží v jedné nebo v obou rukou nebo v ústech nebo tento předmět přenáší. Je jasné, že držení předmětu výrazně znesnadňuje lokomoci či zvíře znevýhodňuje při hře s partnerem.

## VÝBĚR NEVHODNÉHO SUBSTRÁTU

Zvířata si někdy volí ke hře prostředí, substrát, na kterém mají nejrůznějším způsobem ztížený pohyb, což může skončit dokonce pádem. Hulmani si k honičkám nebo k doskokům vybírají nejtenčí větve, přestože na nich často ztratí rovnováhu a spadnou. Zvířata si ráda hrají v hlubokém sněhu, na kluzkém nebo strmém svahu nebo v mělké vodě.

## 2.5 HERNÍ SIGNÁLY

### 2.5.1 OBECNÉ VLASTNOSTI HERNÍCH SIGNÁLŮ

Během hry, a zejména během hry sociální, zvířata nepoužívají jen typicky herní projevy, ale používají a předvádí projevy typické pro jiné kontexty. Jsou to prvky např. predacního, agresivního nebo sexuálního chování (Bekoff 1974, 1975, 2001b, Bekoff & Allen 1998). U mnoha druhů byly například zaznamenány signály hrozby během hry (Bekoff 1975, Pellis & Pellis 1996) a prvky odvozené z vážného boje (Pellis & Pellis 1997). Často se svou formou příliš neliší od prvků používaných v původním kontextu agrese, predace nebo sexuality. Zvíře přesto musí poznat, jak si má tento signál v kontextu hry vyložit.

To může být zajišťováno dvojím způsobem. Jednak podle toho, že prvky převzaté z jiných kontextů jsou určitým způsobem pozměněné, a jednak pomocí specifických herních signálů (ty předcházejí prvky převzaté z jiných kontextů, které se nemusí lišit od své původní podoby).

Pro většinu herních interakcí zvířata nepotřebují herní signály, ale rozlišují podle kontextu, stylu chování a některých jemných znaků pohybu partnera. Rozdíl není v tom, jaké konkrétní prvky se předvádějí, ale jak se předvádějí (Pellis & Pellis 1998). Při hře zvířata provádějí jednotlivé akce rychleji, než když si nehrají, takže rychlé pohyby mohou být použity jako objektivní indikátor hry (Rooney et al. 2001). Rozdíly jsou v proměnlivosti formy a sekvence. Herní sekvence jsou variabilnější než neherní (Bekoff 1975, 1977, 1995).

Ovšem někdy takovéto jemné znaky nestačí a pro interaktanty může být problém rozlišit vážné chování a hru. V takovýchto situacích, kdy hravý úmysl není zcela jednoznačný, přichází na řadu herní signály. Jsou to specifické prvky nebo projevy, kterými zvíře dává najevo, že je hravě naladěno, že si chce hrát. Jsou používány k zahájení nebo k udržení probíhající hry a jsou nezbytně nutné pro její další pokračování, když by mohla být přerušena agresivním, predacním nebo sexuálním chováním jednoho ze zvířat, v situacích, kdy by hra mohla přejít ve vážnou agresi (Bekoff 1995, Pellis & Pellis 1996, Flack et al. 2004).

Herní signály fungují tedy jako metakomunikační signál (Bateson 1955 cit. v Pellis & Pellis 1996), upravují význam následující akce, tzn. takového projevu, který se normálně vyskytuje v jiném kontextu. Takový prvek získává v kontextu hry nový význam. Herní signály zajišťují, že agresivní prvek nebude špatně pochopen (Bekoff 1975, 1995). To díky tomu, že v situaci, kdy příjemce vnímá dva protichůdné signály, přednost dává tomu, který říká, že se jedná o hru (Loizos 1967). Jsou velmi jednoznačné a účinné. Bývají srozumitelné i mezi druhy (Thorpe 1966, Loizos 1967, Rooney et al. 2001).

Aby byly herní signály opravdu účinné, dalo by se předpokládat, že se budou lišit od ostatních signálů, budou stereotypní tak, aby byly významově jednoznačné. A skutečně, podle některých prací, herní signály u mnoha savců 1) jsou vysoce stereotypní, 2) liší se od ostatních typů sociálních signálů (Sade 1973, Bekoff 1975), 3) objevují se téměř výhradně v kontextu hry (Sade 1973, Bekoff 1974, 1975). Ale ne všechny studie tyto charakteristiky potvrzují.

Dalo by se tedy shrnout, že herní signály nejsou nezbytnou součástí hry, ale jsou velice důležité při zahajování interakce nebo v nejasných situacích, kdy by mohlo dojít k nedorozumění.

## 2.5.2 KONKRÉTNÍ PŘÍKLADY

### Hravý úklon

Jedním z nejstudovanějších herních signálů je hravý úklon (*play bow*) u psovitych šelem. Při něm zvíře natáhne dopředu přední nohy, sníží přední část těla, zůstává stát na zadních, zvedá zadní část těla (Bekoff 1974, 1977). Tento specifický prvek je používán výhradně v kontextu hry (Bekoff 1974, 1995).

V případech, kdy je důležité redukovat dvojsmyslnost sdělované zprávy, může selekce působit na strukturu signálu, stejně jako na jakékoliv morfologické struktury, a tak redukovat variabilitu (Bekoff 1977). Hravý úklon vykazuje velký stupeň stereotypnosti hlavně co do formy, trvání hravého úklonu je více variabilní (Bekoff & Allen 1998).

### Hravý obličej

U primátů se studium herních signálů soustřeďuje především na výraz tváře. Za typický herní signál bývá považován hravý obličej (*play face*). Hravý obličej bývá nejčastěji popisován jako *open mouth play face* – s otevřenou tlamou. Ovšem to, jak jednotliví autoři popisují pozici jednotlivých částí obličeje se u různých druhů liší. Oči mohou být otevřené normálně, široce, nebo zavřené, zuby odhalené nebo ne, obočí zvednuté nebo v normální pozici, uši mohou být sklopené – dobře to shrnují Pellis & Pellis (1996).

Otevření tlamy při hravém obličeji je možné odlišit od otevření tlamy kvůli kousnutí. Při útoku směřuje tlama na místo, kam cílí útok, není orientována tak, aby byla více viditelná (Pellis 1981, 1984 cit. v Pellis & Pellis 1996). Naproti tomu hravý obličej nesměřuje na místo útoku. Otevření tlamy je předváděno v bezpečné vzdálenosti, proto je pravděpodobnější, že tento výraz bude mít komunikační funkci, spíš než aby byl nezbytný pro hravý útok nebo obranu. Baldwin & Baldwin (1978 cit. v Pellis & Pellis 1996) popisují hravý obličej u

vřešťana pláštíkového (*Alloutta palliata*), předváděný ve vzdálenosti 1-2 paže od partnera. Hravé vyladění je možné také poznat podle ne tak upřeného pohledu, oči mohou být zavřené, a podle celkového postoje zvířete (Bolwig 1963).

Hravý obličej, jako speciální výraz ukazující hravý záměr, je stejně jako hravý úklon používán v nejednoznačných situacích (Spijkerman et al. 1996) a častěji se vyskytuje na začátku herní interakce, kde je nejdůležitější vyhnout se nedorozumění. Přestože se hravý obličej nejčastěji vyskytuje v sociální hře, kde má svoji zřetelnou funkci, byl pozorován i při solitérní hře u šimpanzů, možná však jen když byli přítomní ostatní jedinci (Loizos 1967). Hravý obličej používaný mladými jedinci, kteří k sobě přicházejí během herní sekvence, podporuje soudržné (příjemce přichází k vysílajícímu), přátelské (zádné agresivní reakce) a hravé (hravé reakce) chování (Chevalier-Skolnikoff 1973).

Hravý obličej není typický pouze pro primáty, ale vyskytuje se i u některých šelem. Poole (1978) popisuje hravý obličej u kunovitých šelem jako velmi nápadný prvek v jejich sociální hře. Je obvykle orientován směrem k partnerovi, často je spojen s pohyby hlavou do stran, tlama je přitom široce otevřená. Ovšem i zde je forma proměnlivá, stejně jako u primátů. Hravý obličej byl pozorován i u medvěda hnědého (*Ursus arctos*) (Fagen & Fagen 2004).

#### Hravý cval

Dalším herním signálem pozorovaným u hulmanů, makaků (Loizos 1967) i ostatních primátů je hravý cval.

Také trhavé, přehnané pohyby hravého cvalu u kunovitých šelem slouží k výzvě partnera, aby se zapojil do hry (Poole 1978).

Psi používají k zahájení hry přehnaný, zvýrazněný příchod – vyzývající zvíře přichází rychlejším „hravým“ krokem (*bouncy, gamboling*), přehnaně kývá hlavou a rameny ze strany na stranu. Nebo může několikrát opakovaně přicházet a zase odbíhat od partnera, obcházet ho v kruhu, potřásat hlavou, nebo ho vyzývat přední tlapkou, kterou mu napřahuje před obličej (Bekoff 1974).

K výzvě mohou sloužit také výskoky před partnerem (vlastní pozorování hulmanů posvátných, Bekoff 1974 u psů, Poole 1978 u kunovitých šelem).

#### Další postoje a pohyby

Hlavní signální oblast u primátů je obličej. Kromě toho existují určité postoje a pohyby, které ukazují připravenost ke hře, např. matka makaka rhesuse (*Macaca mulatta*) se

otočí k mláděti zády a dívá se na něj skrz zadní nohy. Stejná výzva ke hře byla pozorována u šimpanzů (*Pan troglodytes*) (Flack et al. 2004). Šimpanz vyzývá partnera ke hře i tak, že se při běhu na něj ohlíží přes rameno (Tomasello at al. 1989).

## **2.6 RITUALIZACE**

### **2.6.1 CHARAKTERISTIKA RITUALIZOVANÝCH PRVKŮ**

Aby byl signál co nejjednoznačnější a tedy nejfektivnější ve spuštění určité reakce u druhého jedince, musí projít jistými evolučními změnami.

Ritualizace je evoluce pohybů, které se vyvinuly, modifikovaly a schematizovaly tak, aby sloužily jako sociální signály (Cullen 1966, Thorpe 1966). Jako signály jsou označovány projevy nebo znaky, které nesou určitou informaci a fungují jako efektivní spouštěče chování u ostatních jedinců (Hasson 1994).

Nejdůležitější charakteristikou ritualizace je, že pohybový prvek, který původně měl určitou adaptivní funkci (útěk před nebezpečím, napadení soka, protahování, čištění vlastního těla atd.), získává novou funkci a to komunikační. Primární funkce může být zachována, může ustoupit do pozadí nebo úplně zmizet (Lorenz 1966).

Díky ritualizaci projev získává následující charakteristiky:

- stereotypnost, snížení variability**

Základní vlastností ritualizovaných signálů na rozdíl od ostatních prvků chování je, že jejich forma zůstává konstantní bez ohledu na změny podmínek, které je vyvolávají.

Signály mají tendenci být stereotypní (Braestrup 1966, Morris 1966, Zahavi 1979, Hinde 1982, McFarland 1987), během opakovaného provádění signálu klesá proměnlivost formy (Bradbury & Vehrencamp 1998).

- jednoznačnost, snadná rozpoznatelnost**

Stereotypní signál poskytuje méně informací o přesném stavu signalizujícího, o jeho motivaci. To je ale víc než kompenzováno zvýšením jednoznačnosti signálu. A právě ritualizace je proces zvyšující jednoznačnost signálu (Cullen 1966, Morris 1966, Zahavi 1979). Signál s neměnnou formou nemůže být špatně pochopen (Morris 1957). Ritualizované pohyby jsou jednoduše rozpoznatelné (Lorenz 1966). Jsou lépe odlišitelné od signálů nesoucích jinou informaci (Cullen 1966, McFarland 1987). Navíc stav signalizujícího a rozdíly v motivaci mohou být reprezentovány v jiných parametrech projevu jako je např. frekvence, délka trvání (Morris 1957, Zahavi 1979).

- **nápadnost**

Jak už bylo řečeno, signál nesmí být zaměněn s jinými akcemi. To je zajištěno také tím, že forma se stává vyjímečnou, nepravděpodobnou a tím pádem tak nápadnou, jak je to jen možné (Tinbergen 1952, Cullen 1966, Lorenz 1966, Morris 1966, Hinde 1982, Wachtmeister 2001).

- **nápadné struktury**

Srovnávací studie ukazují, že pod selekčním tlakem na komunikační funkci určitého ritualizovaného pohybu se vyvinuly různé tělesné znaky a zbarvení, aby posilovaly tento efekt. Proces ritualizace je často doprovázen a podporován vývojem nápadných morfologických struktur a barev, které jsou během projevu demonstrovány, nebo struktur produkovujících zvuk, což zesiluje efekt signálu (Tinbergen 1952, Braestrup 1966, Cullen 1966, Lorenz 1966, Morris 1966, Hinde 1982, McFarland 1987, Wachtmeister 2001). Patří sem např. nápadné peří u ptáků (př. ocasní pera páva korunkatého (*Pavo cristatus*)), barevný obličej u mandrila (*Mandrillus sphinx*), červené břicho u koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*).

Aby byl ritualizovaný pohyb co nejvíce stereotypní a zároveň nápadný, a tedy snadno rozpoznatelný a jednoznačný, dochází k některým z následujících změn formy projevu:

- **přehánění, nadsazení**

Pohyb během ritualizace podstupuje změny, díky kterým je více nápadný. K nim může patřit přehánění, nadsazení pohybu (Tinbergen 1952, Hinde 1982). Dochází k různému zvýraznění jednotlivých komponent (Morris 1966, Bradbury & Vehrencamp 1998). Všechny prvky, které vizuálně a sluchově stimuluji, jsou silně až přehnaně zvýrazněné (Lorenz 1966).

- **změna tempa**

Pohyb může být nápadnější díky snížení nebo zvýšení rychlosti provedení (Tinbergen 1952, Morris 1966, Hinde 1982).

- **změna četnosti či frekvence pohybu**

Pohyb může být vícekrát opakován (změna četnosti) (Lorenz 1966) nebo může být opakován vícekrát za jednotku času než neritualizovaný pohyb (změna frekvence) (Cullen 1966).

- **rozsah pohybu**

Rozsah pohybu se může až přehnaně zvyšovat (Tinbergen 1952, Cullen 1966).

Změna tempa, četnosti, frekvence a rozsahu pohybu vedou k tomu, že pohyb je až přehnaně zvýrazněný a tím pádem nápadný, jak bylo uvedeno v jednom z předcházejících bodů.

- **zjednodušení, redukce komponent**

Naproti tomu ty prvky, které sloužily původní funkci, jsou redukované nebo zmizely (Lorenz 1966). Ritualizace tedy vede ke zjednodušení, schematizaci, v některých případech dochází k vynechání komponent (Tinbergen 1952, Morris 1966, Bradbury & Vehrencamp 1998). Chování má tendenci se redukovat na nejjednodušší komponenty ubýváním a odpadáváním prvků (Thorpe 1966), tedy těch prvků, které jsou relativně nedůležité v přenosu konkrétní informace.

Chování je často nekompletní, pohyby mohou být zkrácené až jenom symbolické, mohou se z nich stát pouze postoje (McFarland 1987).

- **změny v sekvenci prvků**

Větší množství dílčích instinktivních pohybů, které v neritualizovaném prototypu následují za sebou ve variabilním pořadí, jsou začleněny do sekvence s fixně daným pořadím (Lorenz 1966).

- **změny v koordinaci**

Ritualizace může zahrnovat změny v koordinaci prvků (Morris 1966, Hinde 1982). Běžnou formou koordinace je synchronizace různých částí pohybu jako např. pohybu ocasu, křídel, nohou, krku při vzletání u ptáků. Ritualizace může způsobit, že tyto pohyby jdou mimo synchronizující vliv centrálního nervového systému, mají vlastní tempo nezávislé na tempu ostatních prvků (Tinbergen 1952).

- **modifikovaná orientace**

Během ritualizace může dojít ke ztrátě nebo modifikaci původní orientace. To znamená, že akce není mířena přesně na sociálního partnera, který může měnit pozici, a variabilita projevu je tímto potenciálně redukována (Morris 1966). To může platit například u námluv ptáku. Naopak některé další ritualizované projevy, např. hrozba nebo hravý obličej, jsou předváděny směrem k partnerovi, aby pro něho byly dobře viditelné a rozpoznatelné.

- **snížení prahové hodnoty**

Dochází ke snížení prahové hodnoty, tím dochází k častějšímu provádění a rytmickému opakování (Morris 1957, 1966).

- **rytmické opakování**

(Cullen 1966, Morris 1966, Bradbury & Vehrencamp 1998)

Dochází ke standardizaci délky intervalu mezi jednotlivými provedenými akce a také k rigidizaci formy jako takové (Morris 1966). Časté rytmické opakování přispívá k větší jednoznačnosti komunikace a podle Lorenze (1966) je velmi často samo o sobě dostačující k rozeznání ritualizovaného chování.

- **typická intenzita**

Dalším typem změny je vývoj tzv. typické intenzity. Ta je podle Morrise (1957) základním aspektem ritualizace. Tento proces zahrnuje narušení normálního vztahu frekvence/intenzita. Frekvence znamená počet opakování daného pohybu za časovou jednotku, intenzita vyjadřuje formu (rychlosť a rozsah) pohybu v každém jeho opakování. Aktivita, která měla původně proměnlivou intenzitu (se vzrůstající frekvencí se zvyšovala intenzita), může být ritualizovaná a mít neměnnou typickou intenzitu (ta zůstává víceméně stabilní bez ohledu na změny frekvence).

Zatímco motivační faktory ovlivňující signální pohyb se průběžně mění, signální pohyb jako takový má limitovanou variabilitu. Tato konstantní forma napomáhá rozpoznání, zvyšuje jednoznačnost signálu. Typická intenzita není závislá ani na frekvenci, motivaci ani na sile podnětu, tím se liší od neritualizovaného provedení.

Např. pokud je zvíře hladové, bude jíst rychle a dlouho, pokud nemá velký hlad, bude jíst pomalu a krátce. Zatímco pokud je silně sexuálně motivované, zaujmě charakteristický postoj a bude si dlouze namlouvat samičku, pokud je slaběji motivováno, zaujmě stejný postoj, ale bude se samičce dvořit jen krátce. Postoj při namlouvání je identický v obou případech, má typickou intenzitu (Morris 1957).

## 2.6.2 FUNKCE RITUALIZACE

Ritualizace může být definována jako adaptivní formalizace emocionálně motivovaného chování (Huxley 1966), tak aby z obecného hlediska zajišťovalo lepší a jednoznačnější komunikační signální funkci vnitro- nebo mezidruhovou (Brestrup 1966,

Huxley 1966, Lorenz 1966), tj. sloužilo jako účinnější spouštěč efektivnějších prvků chování u jiných jedinců (Braestrup 1966, Huxley 1966).

### 2.6.3 RITUALIZOVANÉ CHOVÁNÍ U PRIMÁTŮ

#### ZNAKY RITUALIZACE

Ritualizace projevů u primátů zahrnuje jen malé změny pohybu jako takového, ale mění se motivační faktory, které ho ovlivňují. Vzniká vztah mezi pohybem a určitým motivačním stavem (Hinde 1966), např. zívání je pozorováno v mírně agresivních situacích, sociální čištění se mění s menstruačním cyklem. Jemné pohyby mohou být běžnější než přehnaně zvýrazněné. Různé prvky projevu se mohou nezávisle měnit, např. hrozící makak může mít uši vztyčené nebo sklopené, srst zježenou nebo ne (Hinde 1966), při hravém obličeji může být také různé postavení prvků tváře (viz výše) atd. Vývoj nápadných struktur se u primátů vyskytuje v mnohem menší míře než například u ptáků, přesto jich je dost, např. nápadné zbarvení genitálií, obličeje, očních víček, dlouhá srst v oblasti ramen atd. Učení hraje při předvádění projevů mnohem větší roli než u ostatních obratlovců.

#### KONKRÉTNÍ PŘÍKLADY

Mezi konkrétní příklady ritualizovaných projevů patří pět projevů (*display*), které popsal Modahl (1977) u makaka japonského (*Macaca fuscata*) (např. *leaping* při kterém zvíře prudce vyskakuje na všech čtyřech). Tyto projevy souvisí se sexuálním chováním. Jedná se o vysoce stereotypní aktivity prováděné v různém sociálním kontextu. Jsou doprovázeny vokalizací nebo hlukem způsobeným např. třesením větví, což zlepšuje přenos signálu. Opakování specifického projevu zvyšuje jeho efektivitu jako signálu, zvyšuje jednoznačnost, umožňuje snadnější rozpoznání předvádějícího.

Sade (1973) popisuje pět tříd projevů a postojů u makaka rhesuse (*Macaca mulatta*), které vyjadřují pět různých motivačních stavů či nálad zvířete. Ukazuje, jak tyto projevy odpovídají principu Darwinovy antiteze – stavů, nálady, které jsou kontrastní, jsou spojeny s chováním, které zdůrazňuje opačné nebo silně kontrastní vlastnosti. Sade ukazuje, že princip antiteze lze použít při porovnávání i více než dvou postojů. Pohyb seshora dolů v mediální rovině těla vyjadřuje hrozbu (zvíře zůstává symetrické při pohledu zepředu), pohyb ve frontální rovině ukazuje podřízenost (zvíře uhýbá hlavou na stranu, natáčí se ze strany). Rotační pohyby hlavy a těla v transverzální rovině značí hravé vyladění zvířete.

Některé signály používané k výzvě ke hře mohly vzniknout imitací jiného pohybu, např. u šimpanzů (*Pan troglodytes*) bylo pozorováno gesto zvedání rukou vyvinuté z pohybu,

kterým chtěl vyzývající upoutat pozornost ostatních. Takovýto proces vývoje byl označen jako ontogenetická ritualizace (Tomasello & Call 1997 cit. v Miklósi 1999). Pika et al. (2003) popisují některá ritualizovaná gesta používaná při komunikaci lidoopů.

### Výrazy tváře

Další autoři se při popisu ritualizovaných projevů soustředili především na výrazy tváře (viz Andrew 1963, van Hoof 1967, Preuschoft 1992, Chevalier-Skolnikoff 1973). Ty tvoří kombinace výrazových prvků, jednotlivých pohybů a postavení částí tváře jako jsou oči, oční víčka, obočí, kůže hlavy, uši, čelisti, koutky úst, rty. Různé prvky se vyskytují současně, jeden prvek může ovlivňovat další (van Hoof 1967).

Výrazy tváře u primátů slouží ke komunikaci. To potvrzují analýzy sekvence chování, které ukazují, že tyto výrazy vyvolávají reakce u ostatních zvířat. Pomocí výrazů tváře primáti vyjadřují své emoce, takovéto emocionální výrazy slouží ke kontrole sociálních vztahů. Jsou schopni vyjadřovat extrémně jemné variace, používají například různé stupně hrozby (Chevalier-Skolnikoff 1973).

Mnoho výrazů tváře pozorovaných u vyšších primátů ztratilo svou původní funkci, je ritualizováno a ukazuje emocionální stav jedince. Např. úsměv a smích jako výrazy radosti a štěstí u člověka jsou plně ritualizované a vznikly původně nejspíš z přípravy ke kousnutí (Bolwig 1963).

Lidský smích a úsměv mají své ekvivalenty u nižších primátů popisované jako již zmiňovaný hravý obličej (*play face, open-mouth display*) a tzv. „grimasa“ (*silent bared-teeth display, grimace, grin*). Hravý obličej funguje jako indikátor sociální hry (Chevalier-Skolnikoff 1973, Preuschoft 1992), je to výraz radosti spíš než strachu, bývá často reciproční (Preuschoft 1992). Grimasa má obecnější význam, vyjadřuje pozitivní záměr (Chevalier-Skolnikoff 1973, Petit & Thierry 1992, Abegg & Thierry 2002) ale i nervozitu a úzkost.

U některých druhů primátů proběhla selekce pro určité znaky tváře, zvlášť vzorce srsti a barvu kůže, které zdůrazňují určité výrazy tváře. Některé druhy, např. pavián pláštíkový (*Papio hamadryas*), mají dlouhé chlupy kolem krku a ramen, které se zježí při hrozbě, a zvíře se tak zdá větší, víc vzbuzuje respekt. U dalších druhů jako např. mangabeje rudohlavého (*Cercocebus torquata*) jsou horní víčka kontrastně bíle zbarvená a mangabej je zavírá při hrozbě tak, že z dálky vypadají jako veliké bílé oči (Chevalier-Skolnikoff 1973). Podobné, i když daleko méně kontrastní zbarvení víček existuje u mláďat hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*) a uplatňuje se zřejmě jako herní signál, vzniklý ze sebehandicapujícího pohybu.

### 3 CÍL PRÁCE

V empirické části své diplomové práce se zaměřuji na zkoumání hravého chování hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus*), konkrétně některých vybraných sebehandicapujících prvků. Tyto prvky, které jinde nemají obdobu, jsou běžnou součástí hry vedle prvků, které se běžně vyskytují v jiných kontextech.

Diplomová práce navazuje na moji seminární práci, ve které jsem shrnula, jakými různými způsoby se zvíře může sebehandicapovat. V diplomové práci jsem se zaměřila na to, jak tyto prvky vypadají a jakou mají funkci. Zajímalo mě, zda se sebehandicapující prvky dají rozlišit na dva typy jednak podle struktury a jednak funkce, která se od nich odvíjí. Prvním typem by měly být prvky vysoce variabilní, díky kterým se zvíře dostává do neobvyklé a nečekané situace, mají tedy funkci znáhodňující. Další možnou funkcí by mohla být signalizace partnerovi, že pro něj zvíře není nebezpečné a že si chce hrát. Takovýto signál by měl mít méně proměnlivou formu, měl by být ritualizovaný.

Vycházela jsem ze dvou uvedených hypotéz o funkci hry – hypotézy procvičování a hypotézy tréninku pro nečekané události. Tyto dvě hypotézy se výrazně liší v názoru na strukturu, funkci a výskyt sebehandicapujících prvků.

#### **Podle hypotézy tréninku pro nečekané události – hypotéza A - se ve hře**

- 1) zcela jistě vyskytují variabilní sebehandicapující prvky, které jsou odlišné od chování v dospělosti, a to ve hře sociální i solitérní. Tyto prvky slouží ke znáhodnění průběhu hry, čímž je umožněn trénink na nečekané zvraty situace.
- 2) Dále by se ve hře mohly objevovat ritualizované sebehandicapující prvky sloužící ke komunikaci v sociální hře. Tyto komunikační prvky neslouží přímo tréninku na nečekané situace. Jejich funkce je zprostředkování – pomáhají odstartovat a udržovat průběh sociální hry, která pak slouží výše uvedenému tréninku.

#### **Podle hypotézy procvičování – hypotéza B- se ve hře**

- 1) vyskytují převážně nesebehandicapující prvky podobné projevům v dospělosti. Tyto prvky slouží k nácviku a zdokonalování specifických pohybů a sekventí užívaných v dospělosti (lov, boj, páření atd.).
- 2) Mohly by se v ní také objevovat ritualizované sebehandicapující prvky v sociální hře. Tyto komunikační prvky by plnily podobnou zprostředkování úlohu jako v případě hypotézy tréninku pro nečekané události.

Cílem empirické části diplomové práce bylo otestovat výše uvedené hypotézy pomocí analýzy hravého chování hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus*) v přirozeném prostředí. Konkrétně jsem zjišťovala, zda odpovědi na následující otázky odpovídají predikcím vyplývajících z hypotézy A či predikcím vyplývajících z hypotézy B

1) Jaké prvky se objevují v etogramu?

**P1<sub>A</sub>** V etogramu hry hulmanů posvátných převládají sebehandicapující prvky nepodobné chování v dospělosti.

**P1<sub>B</sub>** V etogramu hry hulmanů posvátných převládají nesebehandicapující prvky podobné chování v dospělosti.

2) Jakou mají sebehandicapující prvky formu?

**P2<sub>A</sub>** Sebehandicapující prvky jsou variabilní.

**P2<sub>B</sub>** Sebehandicapující prvky jsou ritualizované, stereotypní.

3) V jakém typu hry se sebehandicapující prvky vyskytují?

**P3<sub>A</sub>** Sebehandicapující prvky se vyskytují jak v sociální tak v solitérní (lokomoční) hře.

**P3<sub>B</sub>** Sebehandicapující prvky se vyskytují pouze v sociální hře.

4) Jsou sebehandicapující prvky v sociální hře stereotypnější?

**P4<sub>A</sub>** Vybrané sebehandicapující prvky slouží pouze ke znáhodňování – v sociální i solitérní hře jsou stejně variabilní.

**P4<sub>B</sub>** Vybrané sebehandicapující prvky slouží i k signalizaci – v sociální hře jsou více stereotypní (= méně variabilní).

Pátá otázka se týká prvku zavírání očí. Je to poněkud odlišný projev. Jelikož se nejedná o pohyb ani postoj, nelze posoudit variabilitu. Zavíráni očí je vidět jen z určitého pohledu. Zajímalo mě, jaká je funkce zavíraní očí v hravém chování.

5) Vyskytuje se zavírání očí častěji v situaci, kdy je partner může vidět?

**5H<sub>A</sub>** Zavíráni očí má pouze znáhodňující funkci – vyskytuje se stejně často v orientaci k partnerovi i od partnera.

**5H<sub>B</sub>** Zavíráni očí má i signalizační funkci – vyskytuje se častěji v orientaci k partnerovi, když ho partner může vidět.

V literatuře (Zucker & Clarke 1992, Byers & Walker 1995, Watson & Croft 1996, Byers 1998, Burghardt 1998) se uvádí, že jedním z faktorů ovlivňujících hravé chování je věk. Poněvadž převládající aktivita i sociální partneři hulmanů se během ontogeneze mění, je možné, že hra má odlišnou funkci v jednotlivých periodách ontogenetického vývoje. Proto byla v analýze jako další faktor zařazena věková kategorie s cílem zjistit, zda věk hraje roli v provedení prvku a také jeho výskytu ve hře.

## 4 METODIKA

### 4.1 STUDOVANÝ DRUH

Sledovaným druhem mojí diplomové práce je hulman posvátný (*Semnopithecus entellus*). Hulman posvátný patří mezi starosvětské opice podčeledi Colobinae. Je druhem nejvíce terestrickým (Hrdy 1977) a také nejrozšířenějším z této podčeledi. Obývá nejrůznější oblasti celého Indického subkontinentu od Nepálu po Srí Lanku. Žije v prostředí od polopouští přes řídké lesy po horské lesy Himalájí, v nadmořských výškách od 0 do 4600m/m (Hrdy 1977). V Indii jsou hulmani posvátní uctíváni jako pomocníci či potomci boha Hanumana, podle eposu Rámájány. Proto se často zdržují v blízkosti lidských sídel, kde jsou lidmi hojně příkrmováni a mají možnost se živit zemědělskými plodinami (Chhangani & Mohnot 2004).

Hulmani se živí různými částmi rostlin. Kolem 50% přijímané potravy tvoří listy, preferují mladé listy, květy, ovoce, semena. Malé procento tvoří hmyz, kůra nebo pryskyřice (Chhangani & Mohnot 2004).

Sociální uspořádání hulmanů je velice flexibilní. Sdružují se do tlup o velikosti 11–64 členů, v sušších oblastech jsou tlupy větší než ve vlhčích (Hrdy 1977). Hulmani tvoří buď bisexualní tlupy, sdružující jednoho či několik dospělých samců a samice, nebo pouze samčí tlupy. Samci se také někdy vyskytují ve dvojicích nebo solitérně (Hrdy 1977, Rajpurohit et al. 2004). Vůdčí samec bývá zhruba po 2,5-3,5 letech vyhnán jiným samcem. Současně s ním z tlupy odchází také většina jeho synů (Sommer & Rajpurohit 1989 cit. v Rajpurohit et al. 2004). Juvenilní samci odchází z tlupy průměrně ve věku 2,5 let a začleňují se do samčích tlup. Samčí tlupy se pohybují v blízkosti harémů a samec, který je nejvíce postavený, má nejvyšší pravděpodobnost, že se stane příštím vůdčím samcem některého harému (Rajpurohit et al. 1995 cit. v Koenig & Borries 2001). Změna vůdce harému může být náhlá (*takeover*) nebo pozvolná, trvající až několik měsíců. Během této doby může být na čas v tlupě více samců. (Sommer et al. 1992). V tlupách s více samci nově příchozí buď nahradí jednoho ze stávajících nebo se k tlupě připojí. Z takových tlup mladí samci odcházejí v pozdějším věku kolem 6 let a netvoří žádné trvalé samčí tlupy (Borries 2000 cit. v Koenig & Borries 2001).

Nově příchozí samec může zabít mláďata svého předchůdce. Hulmani byli jedni z prvních primátů, u kterých byla infanticida v přírodě pozorována. Hrdy (1974 cit. v Koenig & Borries 2001) navrhla hypotézu pohlavního výběru. Zabití mláděte je součástí reprodukční strategie samce, který tak zvyšuje svůj reprodukční úspěch na úkor předchozího samce, samice i mláděte. Snaží se maximalizovat svůj reprodukční úspěch v krátkém čase. Tím, že

zabije mláďata, která nejsou jeho, urychlí reprodukci samice a zplodí více mláďat (Hrdy 1977, Sommer et al. 1992).

Samice jsou filopatrické, zůstávají většinou po celý život v rodné tlupě. Hierarchie mezi nimi může být lineární (Mt. Abu, Jodhpur) a mění se s věkem. Nejvíše postavené jsou mladé samice po první menstruaci. Pak jejich postavení a stejně tak fertilita postupně klesá (Borries et al. 1991, Sommer et al. 1992). V některých populacích však hierarchie zjištěna nebyla (Sugiyama 1965). První menstruace přichází ve věku 2,4 let, březost trvá přibližně 200 dní a meziporodní intervaly jsou 17-29 měsíců, hulmani se dožívají kolem 30 let (Borries et al. 1991, Sommer et al. 1992). Hulmani posvátní se rozmnožují buď po celý rok, jako např. v Jodhpuru (Indie) (Sommer et al. 1992), anebo sezónně, např. v Ramnagaru (Nepál) (Sommer & Rajpurohit 1989 cit. v Borries et al. 2001). Tato sezonalita, stejně jako další znaky life-history (rychlosť dospívání, délka březosti a laktace, meziporodní intervaly) souvisí s dostupností a kvalitou potravy (Borries et al. 2001).

Mláďata se rodí s tmavě hnědou srstí a růžovým obličejem i ušima. Přibližně po týdnu kůže na obličeji ztmavne, postupně úplně zčerná. Přebarvování srsti začíná přibližně od třetího měsíce. Světlé chlupy se objevují nejprve na temeni hlavy, na končetinách a na ocase. V pátém či šestém měsíci už je mládě zcela přebarvené (Hrdy 1977).

U hulmanů se setkáváme s tzv. tetičkovským chováním, kdy se o mládě starají i jiné samice než jejich matka. Samice, které ještě samy neměly mládě, se tak učí mateřským dovednostem. Nejatraktivnější jsou ta nejmladší mláďata. Tetičky mládě přebírají už několik minut nebo hodin po porodu. Ovšem jejich péče často nebývá pro mládě ta nejlepší. Často ho drží hlavou dolů, vlečou ho nebo dokonce upustí (Hrdy 1977).

Novorozená mláďata se po celý čas zdržují u matky či tetičky. S přibývajícím věkem postupně začínají poznávat okolní svět, seznamovat se s ostatními mláďaty, s ostatními členy tlupy. Mláďata do věku tří měsíců si velice často hrají, stále však ještě v těsné blízkosti dospělých samic, které je pozorně sledují. Hrají si zejména v bezpečnějším prostředí na zemi. Při pohybu tlupy v korunách stromů je samice nosí. Starší mláďata, jejichž srst se začíná přebarvovat, se více osamostatňují. Více se vzdalují od dospělých samic. Zdokonalují své pohybové schopnosti a velice často si hrají v korunách stromů. Zcela přebarvená mláďata a juvenilové se věnují hlavně vzájemné sociální hře, divokým honičkám či zápasení. V tomto věku si také budují vzájemné vztahy ve skupině. Mláďata samice na lokalitě Mt. Abu odstavují přibližně v osmém až desátém měsíci (Hrdy 1974).

## 4.2 LOKALITA

Pozorování hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*) a natáčení materiálu pro diplomovou práci probíhalo na lokalitě Bhangarh. Bhangarh tvoří zbytky původního královského města s ruinami paláců a několika chrámy, které jsou hojně navštěvované poutníky. Bhangarh (27°5'N, 76°17'E, 380m/m) leží v okrese Alwar na okraji Národního parku Sariska ve státě Rádžastán na severozápadě Indie. Jedná se o suchou oblast s teplotami dosahujícími v květnu a červnu maxima ke 48°C a minima kolem 0°C během prosince a ledna. V období od června do září přichází monzunové deště, které přináší většinu ročních srážek. Průměrná výše srážek zaznamenaná v NP Sariska je 650 mm. Kromě hulmanů posvátných zde žije ještě jeden druh primáta – makak rhesus (*Macaca mulatta*).

Hulmani se během dne pohybují jak po zemi tak v korunách stromů. V chladnějších částech dne se také často pohybují po kopcích obklopující Bhangarh. V korunách stromů také hledají bezpečí v případě ohrožení. Noc tráví tlupa vždy na stejném stromě. Domovský okrsek harémů na podobné lokalitě v Jodhpuru bývá obvykle 0,5 – 1,8 km<sup>2</sup> (Rajpurohit et al. 2004).

V oblasti Bhangaru jsme sledovali tři haremy a jednu samčí tlupu (tlupa B1-samec, 33 samic, 15 mláďat, tlupa B2-samec, 32 samic, 17 mláďat, tlupa B3-samec, 14 samic, 7 mláďat, samčí tlupa-39 samců). Studovaní hulmani jsou výborně habituovaní na přítomnost lidí, kteří je zde i často příkrmuje. Zdejší populace hulmanů posvátných se rozmnožuje v průběhu celého roku. Během pozorování byla tedy přítomna různě stará mláďata.

## 4.3 SBĚR A ZPRACOVÁNÍ DAT

Pro účely této práce byl natáčen videozážnam hravého chování během období 8 měsíců (od května do listopadu 2002 a od dubna do června 2004) ruční kamerou Panasonic, VHS-C. S natáčením hrajícího si zvířete či zvířat bylo započato, jakmile se hra objevila u některého z členů sledované tlupy. Mám tedy zachyceny různé herní projevy u různých věkových kategorií. Zpočátku bylo natáčeno jakékoliv hravé chování s cílem zachytit nejrůznější projevy. Při druhém pobytu (2004) jsem se zaměřovala zejména na lokomoční hru, které bylo v záznamu z prvního pobytu méně.

Celkem bylo pořízeno 46 hodin záznamu. Natočený materiál byl následně digitalizován.

Pro účely této práce byly rozlišovány dva typy hry (viz ukázky na přiloženém CD) – lokomoční neboli solitérní hra, kdy si zvíře hrálo samo a viditelně neinteragovalo ani nekomunikovalo s jiným členem skupiny, a sociální hra, při které bylo v kontaktu či spolu komunikovalo více zvířat.

Podle věku byla zvířata rozčleněna do čtyř kategorií (viz ukázky na přiloženém CD):

1 – nejmladší mláďata do týdne věku, tmavá s růžovým obličejem, 2 – mláďata věku od jednoho týdne zhruba do tří měsíců, celá hnědá s hnědým obličejem, 3 – mláďata stará tři až pět měsíců, kterým se přebarvuje srst z hnědé na šedou, 4 – zcela přebarvená mláďata i dospělci.

Sporné případy, kdy jsem nebyla schopna rozhodnout o typu hry nebo věkové kategorii, nebyly do analýzy zahrnuty.

Metodiku zpracování jednotlivých otázek popisují zvlášť.

1) Etogram hry hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*) byl sestaven na základě pozorování v přírodě a na základě pořízeného videozáznamu. Etogram zahrnuje všechny prvky, které jsem v hravém chování alespoň jednou zaznamenala, tedy bez ohledu na jejich relativní četnost. Do videoetogramu, který je součástí práce, byly sestříhány jednotlivé prvky, také ukázka lokomoční a sociální hry a jednotlivé věkové kategorie mláďat.

2) Pro zodpovězení otázek č. 2 a 4 (variabilita jednotlivých prvků a rozdíl ve variabilitě těchto prvků v sociální a lokomoční hře) jsem vybrala tři sebehandicapující prvky, které se ve videozáznamu vyskytovaly v dostatečném počtu (řádově mnoho desítek), a to rotaci hlavy, svalení a zavěšování. Tyto prvky jsem analyzovala v lokomoční i sociální hře v dostatečném množství pro následující statistické zpracování. Nebyly tedy zanalyzovány všechny natočené prvky. Za jedno provedení prvku se považuje celý pohyb (např. svalení – od doby, kdy si zvíře lehne, do doby, než vstane). V programu The Observer 5.0 jsem podrobně analyzovala vybrané prvky. Zaznamenávala jsem typ hry (sociální vs. lokomoční), věkovou kategorii zvířete, čas začátku a konce daného prvku a polohy, kterými zvíře při provedení prvku procházelo (podrobněji viz výsledky). Variabilita byla posuzována podle průměrného počtu různých poloh, které se během jednoho provedení prvku objevily.

3) Pro porovnání výskytu prvků v jednotlivých typech hry a věkových kategoriích jsem zpracovala 5 hodin videonahrávky. Zaznamenáván byl celkový čas hry a všechny případy vybraných sebehandicapujících prvků (rotace hlavy, svalení, zavěšování, zavírání očí, přemět, kotrmelec, stojka), které se zde vyskytly.

4) Pro posouzení variability v lokomoční a sociální hře byly použity stejné zanalyzované prvky jako v bodě 2. Pro statistické zpracování byly použity obecné lineární modely (GLM).

5) Za jednotlivé pozorování u zavírání očí byla považovaná jedna herní interakce, ve které se zavírání očí vyskytlo. Samo zavření očí se tedy v jedné interakci mohlo objevit jednou nebo vícekrát. U tohoto prvku bylo tedy hodnoceno, zda jsou oči zavřené či otevřené a

v jaké orientaci k partnerovi je prvek předváděn. Bohužel většinu času během jednotlivých pozorování nebylo přímo na oči vidět, proto jsem nemohla zanalyzovat celkový čas, po kterou byly oči zavřené v orientaci k partnerovi a od partnera. Pro analýzu jsem proto použila jen případy, kdy bylo dobře vidět, zda zvíře oči zavírá či otvídá.

## STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ

Veškeré statistické výpočty byly prováděny pomocí softwarového balíčku SAS 9.1.

- 1) V případě otázky 1. nebyl uplatněn žádný statistický test. Vyhodnotila jsem počet prvků etogramu, které odpovídaly predikcím hypotézy A a hypotézy B.
- 2) Variabilita prvků byla posuzována podle průměrného počtu různých poloh ( $\pm$  směr. odchylka), které se během jednoho provedení prvku objevily.
- 3) Pro otázku 3. byl bez formální statistiky vyhodnocen výskyt či absence prvků v sociální a lokomoční hře. Poměr úseků sociální a lokomoční hry v jednotlivých věkových kategoriích byl porovnán  $\chi^2$  testem.
- 4) Pro posouzení variability bylo použito obecných lineárních modelů (GLM), přičemž závislou proměnnou byl počet různých poloh, celkový počet poloh, trvání a rychlosť prvku a pevnými nezávislými proměnnými faktory byly typ hry (lokomoční, sociální) a věková kategorie zvířete (2,3,4).
- 5) Pro analýzu prvku zavírání očí jsem použila  $\chi^2$  test založený na čtyřpolní tabulce, přičemž třídícími kategoriemi byla orientace k partnerovi/od partnera a oči zavírá/otvídá.

Výsledky statistiky je třeba brát s určitou rezervou, neboť zvířata nebyla individuálně rozlišována. Je tedy možné, že jedno zvíře se ve výpočtech mohlo objevit opakovaně. Také počet pozorování byl v některých případech velmi nízký.

## 5 VÝSLEDKY

### 5.1 PREDIKCE P1<sub>A</sub> vs. P1<sub>B</sub>

**P1<sub>A</sub>** V etogramu hry hulmanů posvátných převládají sebehandicapující prvky nepodobné chování v dospělosti.

**P1<sub>B</sub>** V etogramu hry hulmanů posvátných převládají nesebehandicapující prvky podobné chování v dospělosti.

### ETOGRAM

V etogramu jsem rozlišila celkem 41 prvků hravého chování, které jsou uvedeny v následující tabulce. Ukázky typických příkladů všech prvků etogramu jsou zařazeny do videoetogramu na CD, který je přílohou této diplomové práce.

V etogramu se často objevuje slovo „hravý“ v definici prvku. Tento výraz znamená, že projev má zvýrazněnou, přehnanou formu, držení těla je uvolněné, stejně tak způsob pohybu. Prvky se střídají v proměnlivé sekvenci, mohou být nekompletní a často opakovány. Během hry zvíře používá specifická gesta (př. hravý obličej), projevuje radost, potěšení. Slovo „hravý“ v definici není tedy definicí kruhem, nýbrž souhrnným označením pro tyto (připouštím, že neurčitě vymezené, viz diskuze o definici hry v oddíle 2.1.1) charakteristiky.

Všechny prvky etogramu nejsou výlučné, to znamená, že se můžou volně kombinovat, například rotace hlavy, zavírání očí a hra se silnějším partnerem. Prvky označené \* se mohou volně kombinovat spolu i s prvky neoznačenými.

U každého prvku jsem posoudila, zda je sebehandicapující (SH) a zda se podobá prvku z „vážného“ chování v dospělosti.

## HRA S PŘEDMĚTEM

Hra s předmětem bývá obvykle solitérní, někdy však při ní zvíře používá i pohyby a herní signály typické pro hru s partnerem (hravý obličej, zápasení), v takovém případě hra nebyla do analýzy zařazena.

Název prvku	Definice	Zda je SH	Podobnost s prvky „vážného“ chování	Komentář
<b>hravá manipulace s předmětem</b>	hravě manipuluje s nějakým předmětem (i s připevněným) nebo např. s ocasem jiné opice, dotýká se ho, tahá za něj, zvedá ho, a to ústy, rukou nebo nohou	neSH	ano	v dospělosti hulmaní manipuluji např. s potravou
<b>hravé přenášení předmětu</b>	předmět si prohlíží, drží a přenáší ho, svůj zájem soustředí na předmět, jeví přítom hravé projevy	neSH	ano	v dospělosti přenášeji např. potravu nebo mláďata
<b>hravé souboje s předmětem</b>	hravě doráží na předmět rukou, poskakuje před ním, tahá ho, připomíná souboje při sociální hře	neSH	ne	něco jiného je to u zvířat v ZOO, kde předmět nahrazuje partnera
<b>explorativní hra</b>	zvíře soustředí svůj zájem na nějaký objekt, objevují se projevy hravé a navíc i explorativní tj. zaměřené sledování (min 5s nepřerušeně) nebo jiné (čichání, dotýkání, okusování, olizování) opakováně a z různých stran, mohou se vyskytovat projevy úzkosti (grimasa) je-li si pozorovatel jistý, že projevy úzkosti souvisí s předmětem	neSH	ano	podobá se exploračnímu chování v dospělosti
<b>hravá</b>	hraje si s částí vlastního těla (ocas, nohy, ruce)	neSH	ne	něco jiného je to u zvířat v

<b>manipulace s vlastním tělem</b>				ZOO, kde mívá prvky zápasení
<b>*držení, nesení předmětu při lokomoční nebo sociální hře</b>	zvíře věnující se jiné hře, lokomoční nebo sociální, přenáší předmět, dále se na něj nezaměřuje, předmět není hlavním objektem hry	SH	ne	v dospělosti přenášejí předměty pouze cíleně, ne během jiné činnosti

**LOKOMOČNÍ PROJEVY** – zahrnuje způsob lokomoce zvířete, zavěšování nebo akrobatické prvky a rotační pohyby prováděné během hry (mohou se vyskytnout jak u solitérního zvířete tak při hře více jedinců). Některé prvky se mohou volně kombinovat s ostatními, lokomoční projevy mohou být samozřejmě používány i v sociální hře a kombinovat se se sociálními projevy.

<b>hravý evval</b>	charakteristická lokomoce hravě motivovaná, zvíře při běhu přehnaně rozchází končetiny do stran, při pomalejším pohybu může mít charakter chůze, často spojeno s rotačními pohybů hlavy (často se vyskytuje při honičce)	SH	ne	odlišný od lokomoce v dospělosti
<b>hravý skok</b>	hravě motivovaný skok (dle úsudku pozorovatele), jeden izolovaný nebo v sérii, zvíře doskočí na jiné místo než bylo	neSH	ano	skok se běžně vyskytuje při lokomoci v dospělosti
<b>bipední skoky</b>	skáče jen po zadních nohou (1 nebo 2 skoky)	SH	ne	v dospělosti se nevyskytuje
<b>bipední postoj</b>	postaví se jen na zadní nohy, přitom často zvedá ruce	SH	běžně ne	velice zřídka
<b>bipední chůze</b>	postaví se na zadní končetiny a snaží se udělat pář kroků	SH	běžně ne	velice zřídka-při nesení předmětu nebo mláděte

<b>kotrmelec</b>	zvíře udělá kotrmelec, převalí se přes hlavu nebo rameno (může se vyskytnout při zápasení)	SH	ne	typicky herní prvek
<b>stojka</b>	zvíře vyhoupne nohy ze země, postaví se jen na rukou (na jedné nebo obou), nohy pak dopadnou přibližně na stejné místo	SH	ne	typicky herní prvek
<b>přemet</b>	zadní končetiny odrazí ze země, přehoupne je do strany nebo nazad, přední končetiny smřeují k zemi, mohou či nemusí se jí dotýkat, přemet může udělat i přes partnera (může se vyskytnout při honičce)	SH	ne	typicky herní prvek
<b>rychlý obrat</b>	zvíře se rychle na místě nebo při běhu prudce otočí (přibližně o 180°C), zůstává v kontaktu se zemí nebo vyskočí a otočí se ve vzduchu (při honičce)	neSH	ano	při rychlé lokomoci v dospělosti
<b>výskok pozadu</b>	vyskočí ze země nebo z využitých pozadu, ve vzduchu se věšinou otočí, často bývá spojeno s rotací hlavy	SH	ne	typicky herní prvek
<b>svalení</b>	během hry se sválí na záda, na bok nebo se převaliduje (může se vyskytnout při zápasení)	SH	ne ?	možná při zápasení
<b>zavěšování</b>	při hře se zavěšuje za ruce nebo za nohy, v různých kombinacích všechn čtyř končetin, některou končetinou se může přitom i opírat (může být spojeno se zápasením)	SH	ne	v dospělosti se může objevit po doskoku, ale není tak variabilní
<b>šplhání</b>	v hravém kontextu šplhá po substrátu	neSH	ano	běžný lokomoční prvek
<b>houpání</b>	zvíře se zářerně houpe na větví nebo na ocase jiné opice či jiném substrátu	SH	běžně ne	může se objevit po doskoku

<b>náskok na</b>	skočí na nějaký předmět, substrát, odraží se a pokračuje dál (může se vyskytnout při honičce)	neSH	ano	při lokomoci v dospělosti
	nebo opakováně naskakuje na nějaký předmět, na kterém se déle neudrží (zvídala v ZOO)	pak je SH		
<b>odraz od svislé plochy</b>	zvíře energicky vyskočí a odraží se od svislé plochy (může se vyskytnout při honičce)	SH	ano	při útěku nebo <i>display</i> samců
<b>náskoky na tenké větve</b>	ze země opakovaně naskakuje na tenké větve, které ho neudrží	SH	ne	v dospělosti se nevyskytuje
<b>hra v tenkých větvích</b>	zvíře si ke hře záměrně vybírá tenké koncové větve	SH	běžně ne	při rychlém útěku
<b>*rotace hlavy</b>	zahrnuje rotační pohyby hlavou, kroucení, třesení, záklon, může být spojeno s hravým obličejem nebo zavíráním očí a rotačním pohybem přední části těla	SH	ne	typický herní prvek
<b>*zavírání očí</b>	zvíře zavírá oči (ne při mrkání nebo odpočinku), často trvá i několik sekund	SH	ne	typický herní prvek

#### SOCIÁLNÍ PROJEVY – zahrnuje projevy kontaktu mezi partnery

<b>vyběhnutí proti partnerovi</b>	hravě motivované zvíře přiběhne k partnerovi (hravým cvalem, někdy spojeným s rotačními pohyby hlavy), vzápětí může zase odběhnout, setrvat nebo pobíhá kolem druhého jedince	neSH	ano	při dorážení
-----------------------------------	---	------	-----	--------------

<b>skok na</b>	hravě motivované mládě doskočí na jinou opici, odraží se pryč nebo setrvá a hráje si na ní	neSH	ano	při dorážení, při demonstraci
<b>hra na partnerovi</b>	mládě si hráje na těle jiné opice, hravě šplhá po jejím těle, může se objevit zmírněný kousání, druhá opice je většinou bez hennich projevů (pokud se houpe nebo šplhá na ocase, hodnotí se jako šplhání nebo houpání, jde jen o jiný substrát)	neSH	ne	v dospělosti se nevykrytuje
<b>provokování</b>	zvíře provokuje jiné (většinou dospělé zvíře, které není herně motivované hrájící si zvíře přitom druhé sleduje, většinou navíc jeví známky napětí (např. grimasa), může zahrnovat tahání srst, za ocas, nebo jinou část těla, skok na partnera	SH	ano	při setkání s neznámými zvířaty
<b>hravý dotyk</b>	hravě vyladěné zvíře se dotkne rukou nebo plácne partnera (může se vyskytnout při honičce)	neSH	ano	při setkání nebo agresi
<b>zatahání</b>	rukou zachytí partnera za srst nebo za část těla, za ocas nebo za nohu (může se vyskytnout při honičce)	neSH	ano	při agresi
<b>poskoky</b>	skáče na všechny čtyřech nebo jen na zadních, spíš je to jakési pérovaní nebo poskakování sem tam než přesun z místa na místo, většinou opakovaně, ale může být i jeden, při hře s partnerem sleduje druhé zvíře nebo proti sobě naskakuje, ruce mohou mít napřažené, ale nešermují se, může být kontakt	neSH	ne	možná se podobá <i>lunge threat</i> při agresi, ale vypadá podstatně jinak, pohyby jsou uvolněné
<b>šermování</b>	partneri stojí proti sobě, šermují se rukama, pevně se nedrží, často přechází v hravé zápasení	neSH	ano	při agresi

<b>zápasení</b>	opice se drží (jedna nebo vzájemně), v různých polohách (vestoje, na boku nebo na zádech), polohy partnerů se mohou sřídat, snaží se druhého kousnout a nebýt kousnuti	neSH	ano	při agresi
<b>kousání</b>	během zápasení se koušou, míměj než při agresi (při hravém zápasení)	neSH	ano	při agresi
<b>hravá honička</b>	jedna opice honí druhou, pohybují se během nebo skoky, někdy hravým cyalem, obě jsou hravě naladěné, může dojít i ke kontaktu	neSH	ano	součást agonistického chování
<b>honička prolínaná zápasením</b>	při honičce dochází ke kontaktu, který přechází v zápasení, po něm opět následuje honička	neSH	ano	součást agonistického chování
<b>změna rolí</b>	při honičce-opice, která byla honěna, začne honit tu první, aniž by se zastavily déle než na 10s při zápasení-vymění si role	SH	ne	pouze v kontextu hry
<b>*hravý obličej</b>	široce rozevřená ústa po několik sekund (mnoheně déle než u agonistických projevů), může být spojen se zavíráním očí a kroucením hlavou	neSH	ne	typicky herní prvek-herní signál
<b>*hra se silnějším partnerem</b>	ke hře si vybírá nepřiměřeného silnějšího partnera	SH	ano	v dospělosti se může vyskytnout, např. při obraně

V etogramu bylo rozlišeno celkem 41 prvků. Některé z nich jsou výrazně sebehandicapující a nevyskytují se v běžném chování v dospělosti, svědčí tedy pro predikci **P1<sub>A</sub>**. Jiné naopak sebehandicapující nejsou a podobají se prvkům běžně používaným ve „vážném“ kontextu, podporují tedy predikci **P1<sub>B</sub>**.

## **5.2 PREDIKCE P<sub>2A</sub> vs. P<sub>2B</sub>**

**P<sub>2A</sub>** Sebehandicapující prvky jsou variabilní.

**P<sub>2B</sub>** Sebehandicapující prvky jsou ritualizované, stereotypní.

Z etogramu jsem pro další analýzu vybrala některé prvky, které jsou výrazně sebehandicapující a vyskytují se ve hře poměrně často. Takzvané akrobatické prvky (přemet, kotrmelec) jsou velice variabilní, jak se ukázalo již na několika málo příkladech a zřejmě tedy plní pouze funkci znáhodňování. Podrobněji jsem zanalyzovala následující prvky – rotaci hlavy, svalení, zavěšování a zavírání očí. Tyto prvky se objevují ve hře hulmanů poměrně často a bylo tedy možné z videozáznamu získat dostatečný vzorek pro analýzu. Variabilitu jsem kavanifikovala pouze u rotace hlavy, svalení a zavěšování, a to konkrétně z hlediska počtu různých poloh a celkového počtu poloh, které se vyskytly během jednoho provedení. Dále jsem kvantifikovala trvání a rychlosť (počet poloh za 1s) pohybu. U zavírání očí nedovoloilo omezené rozlišení detailu ve videozáznamu zkoumat variabilitu tohoto prvku. Mohla jsem pouze rozlišit jeho přítomnost a v případě sociální hry také momentální orientaci fokálního zvířete vzhledem k partnerovi.

### **5.2.1 ROTACE HLAVY**

U prvku rotace hlavy byl hodnocen pohyb hlavy ve všech třech rovinách, tzn. horizontální, sagitální a frontální, v intervalech po 45°. Byly tedy zaznamenávány následující polohy:

horizontální rovina -135°, -90°, -45°, 0°, 45°, 90°, 135° (otočení - vlevo, + vpravo)

sagitální rovina -135°, -90°, -45°, 0°, 45° (- dozadu, + dopředu)

frontální rovina -45°, 0°, 45° (úklon - vlevo, + vpravo).

V programu Observer byly zaznamenávány všechny polohy, kterými zvíře během jednoho pohybu prošlo. Přičemž byly analyzovány polohy v každé rovině zvlášť a program Observer jejich kombinací sestavil výsledné polohy. Teoreticky bylo možných 105 různých poloh (horizontální 7\*sagitální 5\*frontální 3), z čehož se v 53 analyzovaných rotacích aspoň jednou vyskytlo 51 poloh.

Průměrný počet různých poloh, které se vyskytly během jedné rotace, byl  $7,64 \pm 3,53$  (průměr  $\pm$  směr. odch., n=53). Celkový počet poloh byl  $10,55 \pm 6,01$ , trvání  $14,38 \pm 14,410$ , rychlosť  $1,81 \pm 1,73$  poloh za sekundu. Ačkoliv nebyla provedena žádná formální sekvenční analýza, z inspekce dat bylo zřejmé, že zastoupení různých poloh se navíc u jednotlivých

rotací lišilo. Nezdá se tedy, že by rotace hlavy byl ritualizovaný prvek, jeho variabilita je velice vysoká.

### 5.2.2 SVALENÍ

Při svalení bylo hodnoceno 5 poloh – polohy na levé či pravém boku, poloha na zádech a dvě přechodné polohy mezi nimi. V programu Observer byly zaznamenávány buď krajní polohy nebo polohy, ve kterých se zvíře na nějakou dobu (dle úsudku pozorovatele) zdrželo.

Průměrný počet různých poloh, které se vyskytly během jednoho svalení, byl  $2,30 \pm 0,82$  (průměr  $\pm$  směr. odch., n=75). Celkový počet poloh byl  $2,71 \pm 1,34$ , trvání  $4,07 \pm 3,33$ , rychlosť  $0,98 \pm 0,68$ . Také svalení je prvkem velice variabilním.

### 5.2.3 ZAVĚŠOVÁNÍ

Během zavěšování byly zaznamenávány kombinace všech čtyř končetin, za které zvíře viselo. Při modifikovaném závěsu se podpíralo jednou či několika končetinami. Celkem bylo rozlišováno 35 možných poloh, z toho byla pozorována většina (24).

Průměrný počet různých poloh, které se vyskytly během jednoho zavěšování, byl  $4,37 \pm 2,13$  (průměr  $\pm$  směr. odch., n=79). Celkový počet poloh byl  $6,22 \pm 4,77$ , trvání  $7,92 \pm 6,59$ , rychlosť  $1,00 \pm 0,73$ . I tento prvek je značně variabilní.

Prvky rotace hlavy, svalení a zavěšování jsou velice variabilní → platí **P2<sub>A</sub>**

### 5.3 PREDIKCE P3<sub>A</sub> vs. P3<sub>B</sub>

**P3<sub>A</sub>** Sebehandicapující prvky se vyskytují jak v sociální tak v solitérní (lokomoční) hře.

**P3<sub>B</sub>** Sebehandicapující prvky se vyskytují pouze v sociální hře.

Zanalyzováno bylo 5660s sociální hry a 4820s lokomoční hry, ve kterých byly zaznamenány jednotlivé prvky (rotace hlavy, svalení, zavěšování, zavírání očí, přemět, kotrmelec, stojka).

Tab. 1. Výskyt prvků v lokomoční a sociální hře

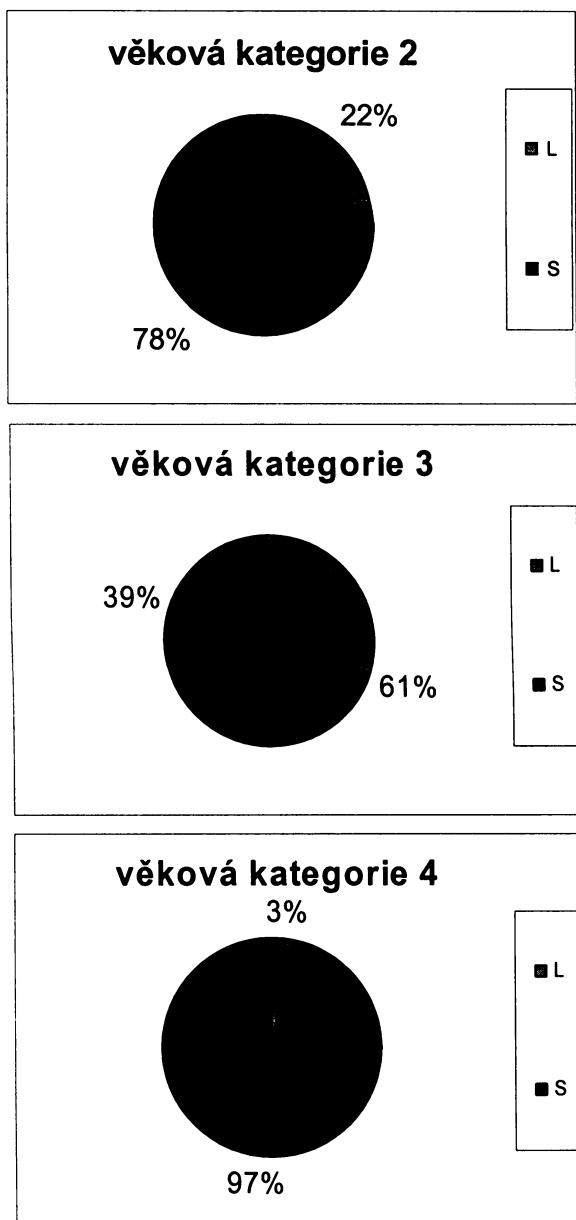
typ hry	věk zvířete	trvání	rotace hlavy	svalení	zavěšování	zavírání očí	přemět	kotrmelec	stojka
S	2	1020	0	4	2	2	0	0	0
S	3	855	3	16	9	3	1	1	0
S	4	4255	23	62	22	62	27	19	0
L	2	300	0	0	3	2	0	0	0
L	3	4415	8	14	61	1	1	0	5
L	4	105	0	1	4	0	0	0	0

Sledované prvky (rotace hlavy, svalení, zavěšování) se vyskytují jak v sociální tak v lokomoční hře → platí P3<sub>A</sub>.

Zavírání očí se objevuje téměř výlučně v sociální hře → podporuje P3<sub>B</sub>.

Poměr úseků sociální a lokomoční hry se významně liší v závislosti na věkových kategoriích ( $p<0,0001$  -  $\chi^2$  test). Zatímco zvířata přebarvující se (kategorie 3) si hrají převážně solitérně, nejstarší zvířata (kategorie 4) si hrají převážně sociálně.

Obr. 1. Poměr výskytu lokomoční a sociální hry u jednotlivých věkových kategorií  
n=69,143,251 pro věkové kategorie 2,3,4,



## **5.4 PREDIKCE P4<sub>A</sub> vs. P4<sub>B</sub>**

**P4<sub>A</sub>** Vybrané sebehandicapující prvky slouží pouze ke znáhodňování – v sociální i solitérní hře jsou stejně variabilní.

**P4<sub>B</sub>** Vybrané sebehandicapující prvky slouží i k signalizaci – v sociální hře jsou více stereotypní (= méně variabilní).

Porovnala jsem variabilitu prvků v lokomoční a sociální hře z hlediska počtu různých poloh, celkového počtu poloh, trvání a rychlosti (počet poloh za 1s). Do modelu jsem zahrnula také faktor věku.

### **5.4.1 ROTACE HLAVY**

Obecný lineární model (GLM) neprokázal vliv ani typu hry ani věkové kategorie na počet různých poloh ( $F_{5,40}=0,7$ ,  $p=0,63$ ,  $n=46$ ) (obr. 2.).

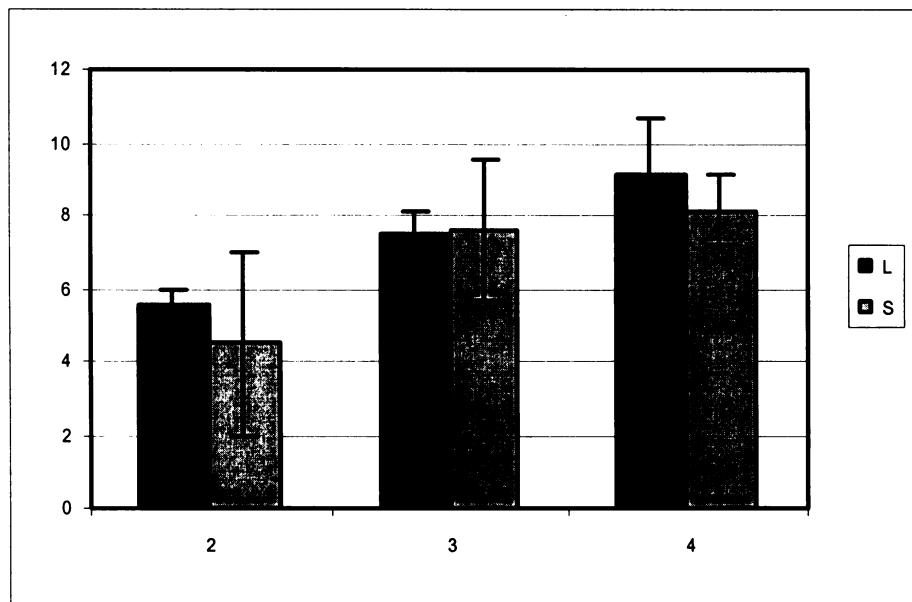
Obecný lineární model (GLM) rovněž neprokázal vliv typu hry ani věkové kategorie na celkový počet poloh ( $F_{5,40}=0,42$ ,  $p=0,83$ ) (obr. 3.).

Výsledky tedy ukazují, že variabilita prvku rotace hlavy se neliší mezi sociální a lokomoční hrou, v obou typech hry je vysoká, tento prvek zřejmě slouží ke znáhodňování → platí **P4<sub>A</sub>**.

Pomocí obecného lineárního modelu (GLM) jsem neprokázala vliv ani typu hry ani věkové kategorie na trvání ( $F_{5,40}=1,4$ ,  $p=0,24$ ) (obr. 4.) ani na rychlosť (počet poloh za 1s) pohybu ( $F_{5,40}=1,4$ ,  $p=0,25$ ) (obr. 5.).

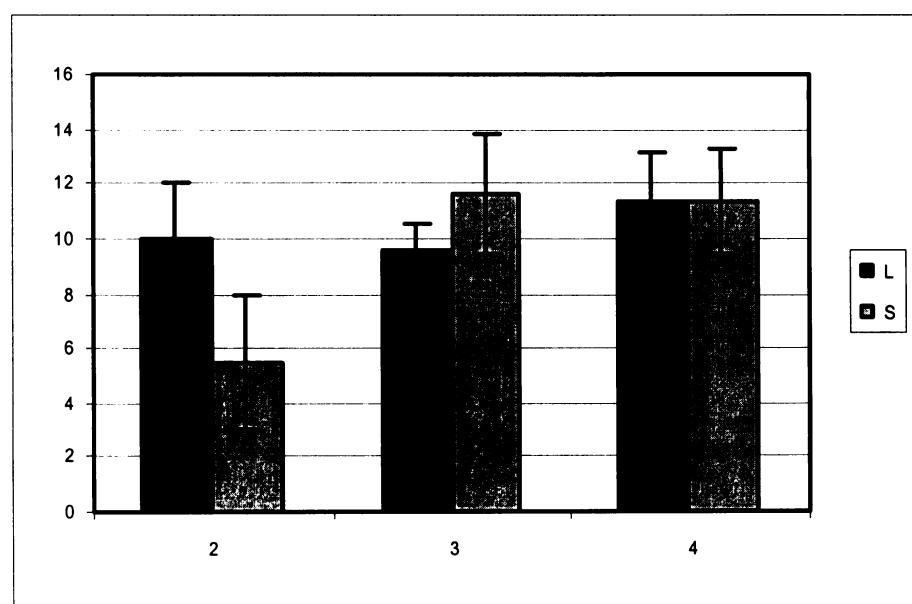
Obr. 2. GLM model - počet různých poloh v závislosti na typu hry a na věku – rotace hlavy

Model nevyšel významný ( $p=0,63$ ).



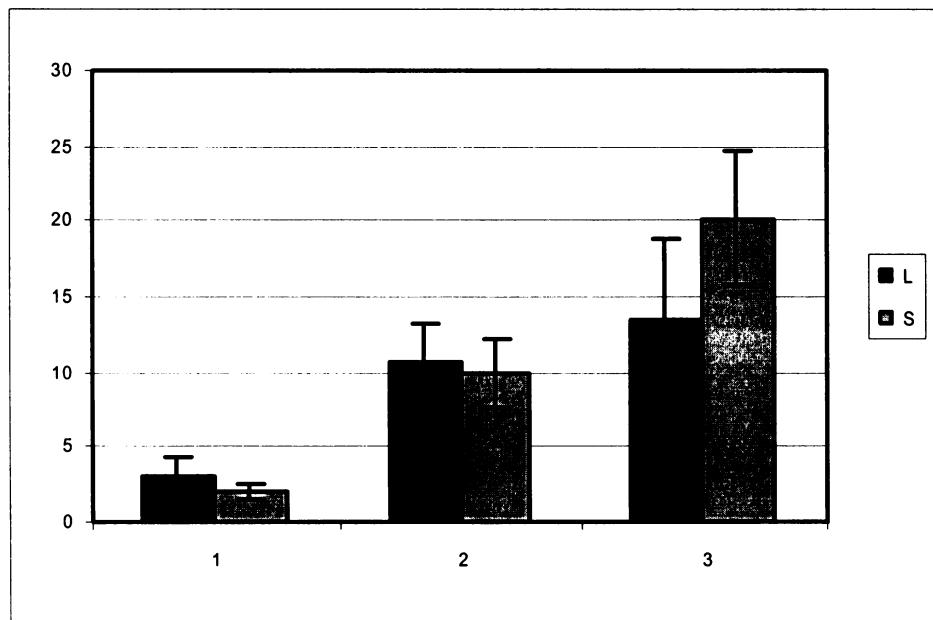
Obr. 3. GLM model – celkový počet poloh v závislosti na typu hry a na věku – rotace hlavy

Model nevyšel významný ( $p=0,83$ ).



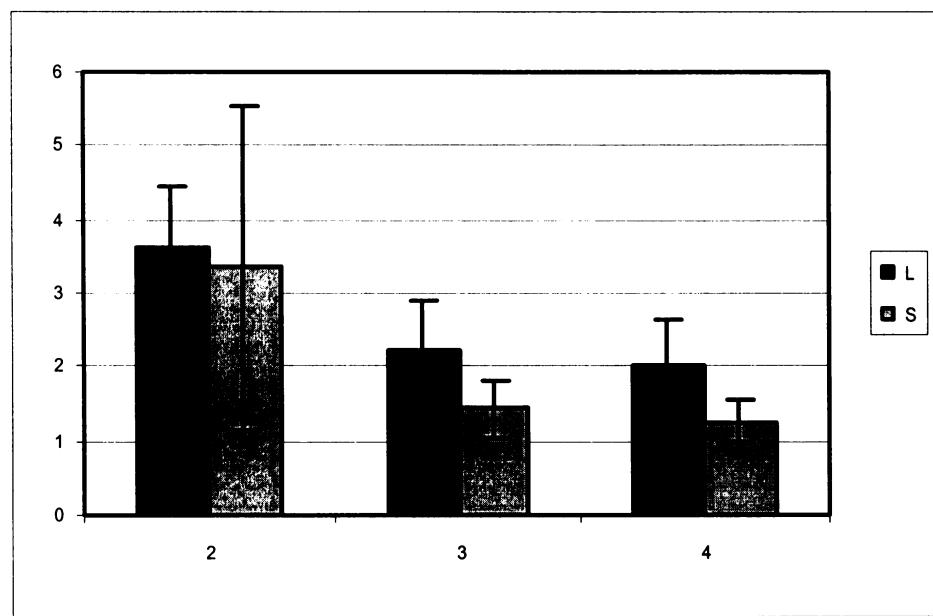
Obr. 4. GLM model - trvání v závislosti na typu hry a na věku – rotace hlavy

Model nevyšel významný ( $p=0,24$ ).



Obr. 5. GLM model – rychlosť pohybu v závislosti na typu hry a na věku – rotace hlavy

Model nevyšel významný ( $p=0,25$ ).



#### 5.4.2 SVALENÍ

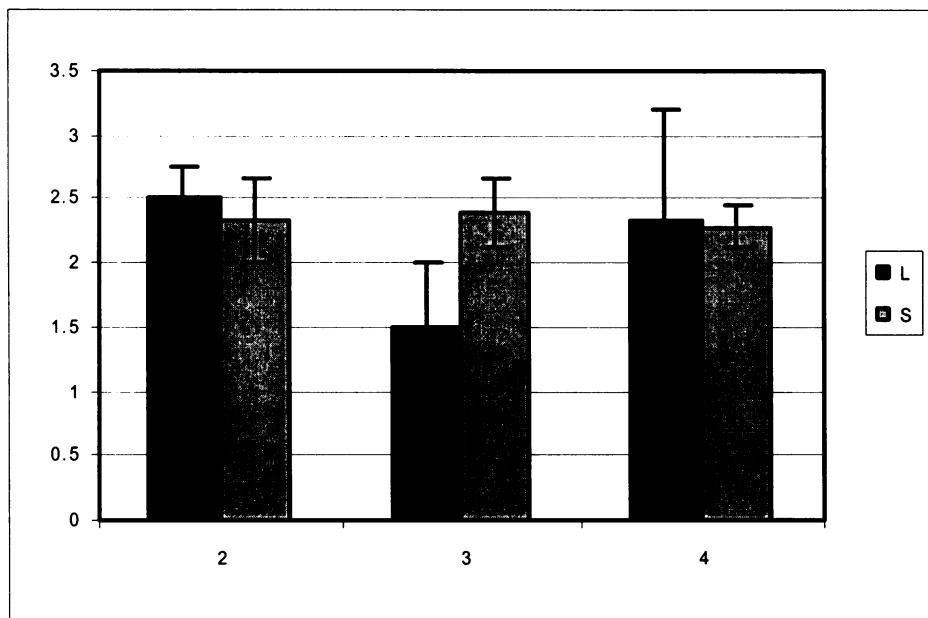
Obecný lineární model (GLM) neprokázal vliv ani typu hry ani věkové kategorie na počet různých poloh během jednoho svalení ( $F_{5,52}=0,44$ ,  $p=0,82$ ,  $n=58$ ) (obr. 6.).

Obecný lineární model (GLM) také neprokázal vliv typu hry ani věkové kategorie na celkový počet poloh ( $F_{5,52}=0,25$ ,  $p=0,94$ ) (obr. 7.).

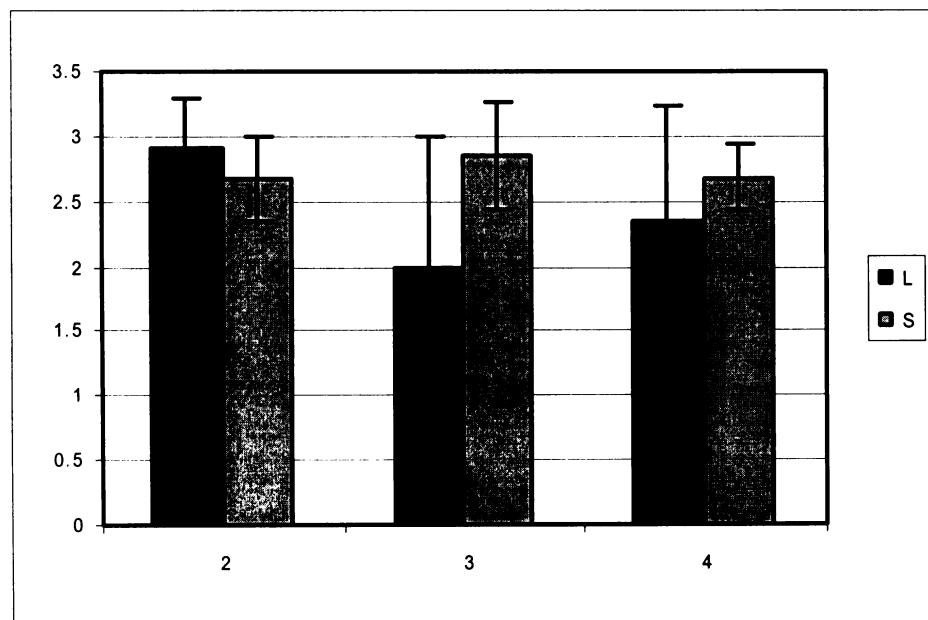
Výsledky tedy ukazují, že variabilita prvku svalení je shodně vysoká v lokomoční i sociální hře, mezi oběma typy hry nebyl prokázán rozdíl, tento prvek zřejmě slouží ke znáhodňování → platí **P4<sub>A</sub>**.

Pomocí obecného lineárního modelu (GLM) jsem neprokázala vliv ani typu hry ani věkové kategorie na trvání ( $F_{5,52}=1,19$ ,  $p=0,97$ ) (obr. 8.) ani na rychlosť (počet poloh za 1s) pohybu ( $F_{5,52}=1,4$ ,  $p=0,24$ ) (obr. 9.).

Obr. 6. GLM model - počet různých poloh v závislosti na typu hry a na věku – svalení  
Model nevyšel významný ( $p=0,82$ ).

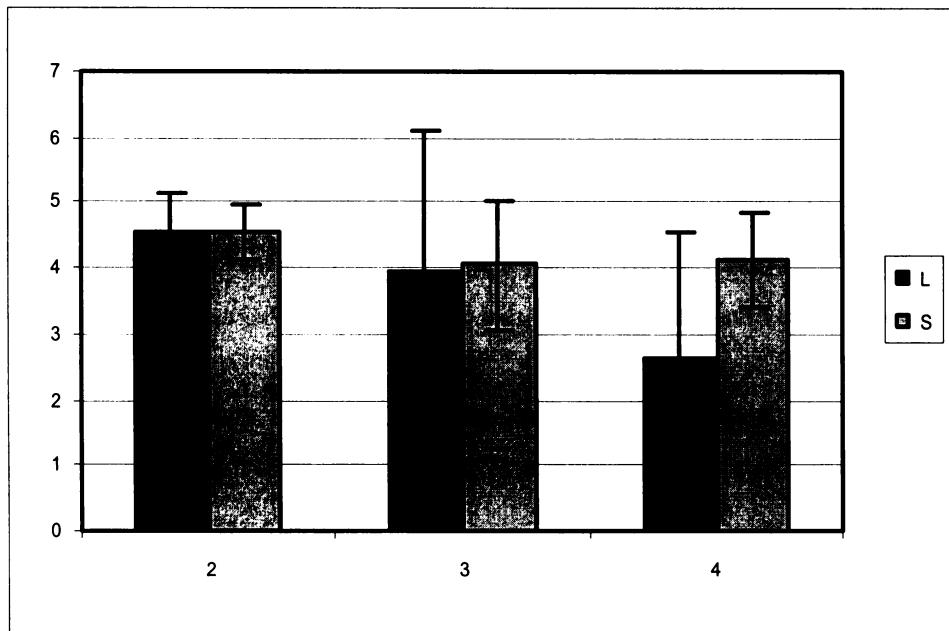


Obr. 7. GLM model - celkový počet poloh v závislosti na typu hry a na věku – svalení  
Model nevyšel významný ( $p=0,94$ ).



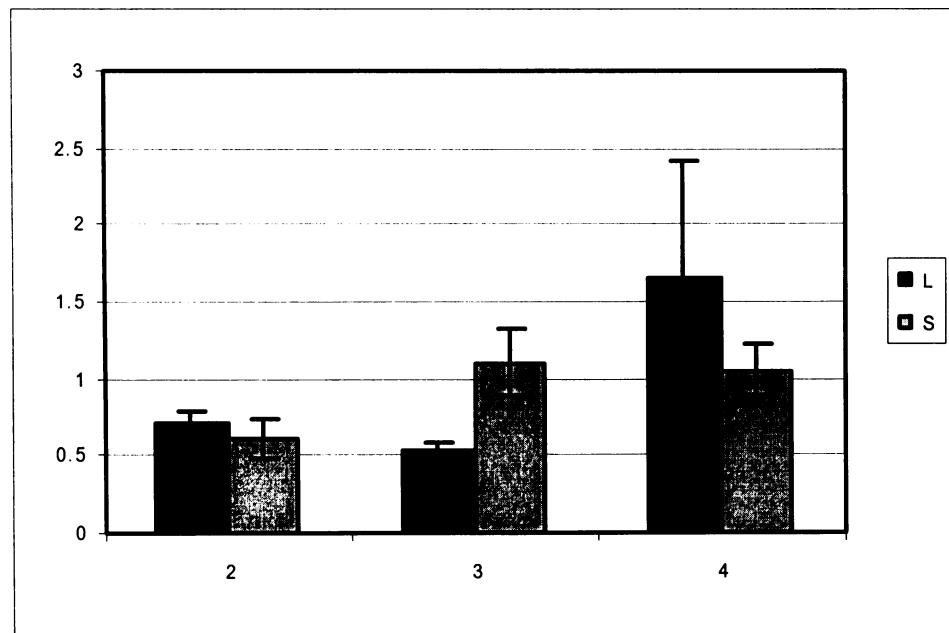
Obr. 8. GLM model - trvání v závislosti na typu hry a na věku – svalení

Model nevyšel významný ( $p=0,97$ ).



Obr. 9. GLM model - rychlosť pohybu v závislosti na typu hry a na věku – svalení

Model nevyšel významný ( $p=0,24$ ).



#### 5.4.3 ZAVĚŠOVÁNÍ

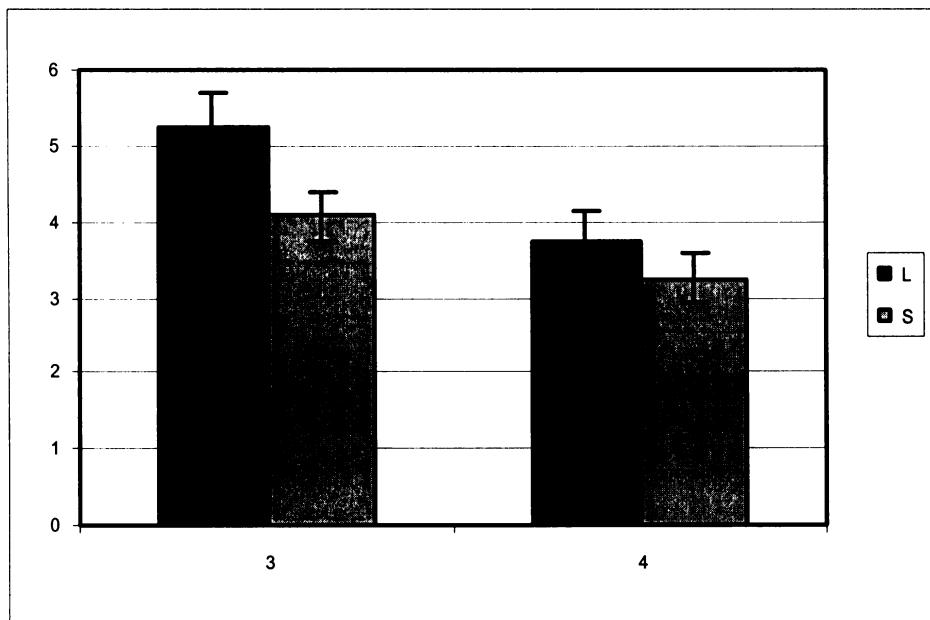
Prvek zavěšování jsem v lokomoční hře u zvířat věkové kategorie 2 zachytila pouze jednou. Obecný lineární model (GLM) jsem proto spočítala pouze pro zvířata věkové kategorie 3 a 4. Modely vlivu věku a typu hry na počet různých poloh ( $F_{3,58}=3,54$ ,  $p=0,02$ ,  $n=62$ ) (obr. 10.) a celkový počet poloh ( $F_{3,58}=2,32$ ,  $p=0,09$ ,  $n=62$ ) (obr. 11.) neukázaly průkazný rozdíl mezi sociální a lokomoční hrou. Obecné lineární modely však prokázaly, že věk zvířete ovlivňuje počet různých poloh ( $F_{1,58}=4,56$ ,  $p=0,04$ ) (obr. 10.) a celkový počet poloh ( $F_{1,58}=4,51$ ,  $p=0,04$ ) (obr. 11.) během jednoho zavěšování. Zvířata věkové kategorie 4 vystřídají při jednom zavěšování celkově méně poloh než zvířata věkové kategorie 3.

Výsledky tedy ukazují, že variabilita prvku zavěšování se neliší mezi sociální a lokomoční hrou, také tento prvek tedy zřejmě slouží ke znáhodňování → platí **P4<sub>A</sub>**.

Pomocí obecného lineárního modelu (GLM) jsem neprokázala vliv ani typu hry ani věkové kategorie na trvání ( $F_{3,58}=2,06$ ,  $p=0,11$ ) (obr. 12.), ale prokázala jsem vliv typu hry na rychlosť (počet poloh za 1s) pohybu (obr. 13.) (GLM model  $F_{3,58}=2,92$ ,  $p=0,04$ , vliv typu hry  $F_{1,58}=4,11$ ,  $p=0,047$ ). Významná byla rovněž interakce typu hry s věkem ( $F_{1,58}=4,01$ ,  $p=0,05$ ). Z obrázku 13 vyplývá, že v sociální hře byla rychlosť střídání poloh vyšší ve věkové kategorii 4 a nikoliv v kategorii 3.

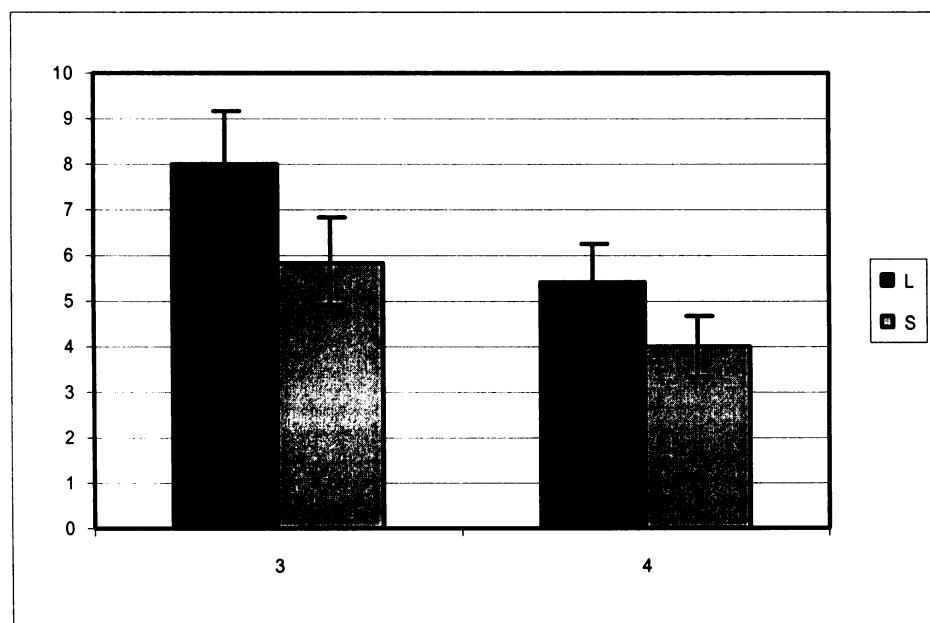
Obr. 10. GLM model - počet různých poloh v závislosti na typu hry a na věku – zavěšování

Model vyšel významný ( $p=0,02$ ), byl prokázán vliv věku ( $p=0,04$ ).



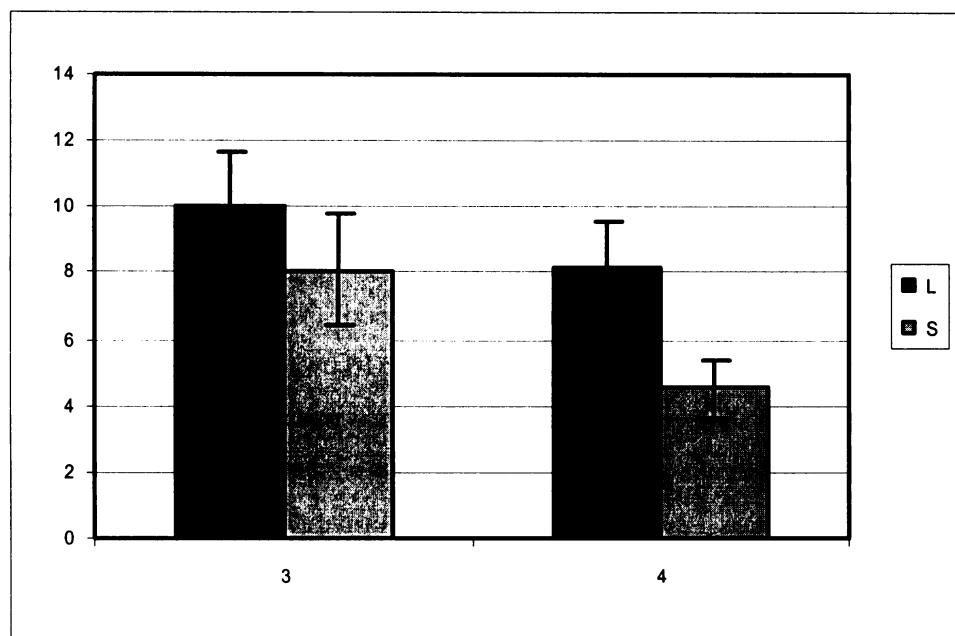
Obr. 11. GLM model - celkový počet poloh v závislosti na typu hry a na věku – zavěšování

Model nevyšel významný ( $p=0,9$ ), byl prokázán vliv věku ( $p=0,04$ ).



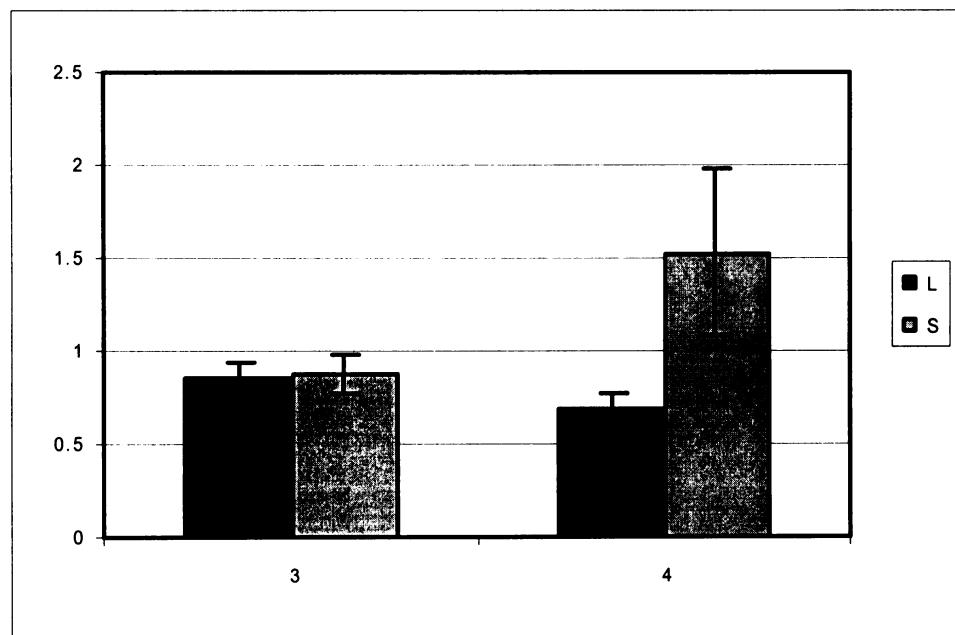
Obr. 12. GLM model - trvání v závislosti na typu hry a na věku – zavěšování

Model nevyšel významný ( $p=0,11$ ).



Obr. 13. GLM model - rychlosť pohybu v závislosti na typu hry a na věku – zavěšování

Model vyšel významný ( $p=0,04$ ), byl prokázán vliv typu hry ( $p=0,047$ ) v interakci s věkem ( $p=0,05$ ).



#### **5.4.4 PODROBNÁ POST HOC ANALÝZA ROTACE HLAVY**

V části 5.4.1 jsem ukázala, že celkově je prvek rotace hlavy stejně variabilní v lokomoční i sociální hře, tj. v průměru se v jednom úseku vyskytuje stejný počet poloh v lokomoční i sociální hře. Post hoc analýzou pomocí F testu pro porovnání variancí dvou souborů jsem však zjistila, že jednotlivé úseky rotace hlavy mezi sebou jsou v sociální hře variabilnější než v lokomoční. Jednotlivé úseky rotace v sociální hře obsahují různorodější počet různých prvků (2-18) než v lokomoční hře (4-14) (test  $F_{23,19}=2,55$ ,  $p=0,04$ ) (obr. 14.) a také celkový počet prvků je různorodější v sociální hře (3-41) než v lokomoční hře (4-18) (test  $F_{23,19}=6,35$ ,  $p=0,0001$ ) (obr. 15.). Větší různorodost v sociální hře byla prokázána také v trvání (test  $F_{23,19}=3,14$ ,  $p=0,01$ ).

Během analýzy rotace hlavy jsem si všimla některých dalších zajímavých rozdílů mezi průběhem prvku v lokomoční a sociální hře a tyto rozdíly zde podrobně kvantifikuju, i když se nevztahují k testovaným hypotézám.

#### **Výlučné polohy**

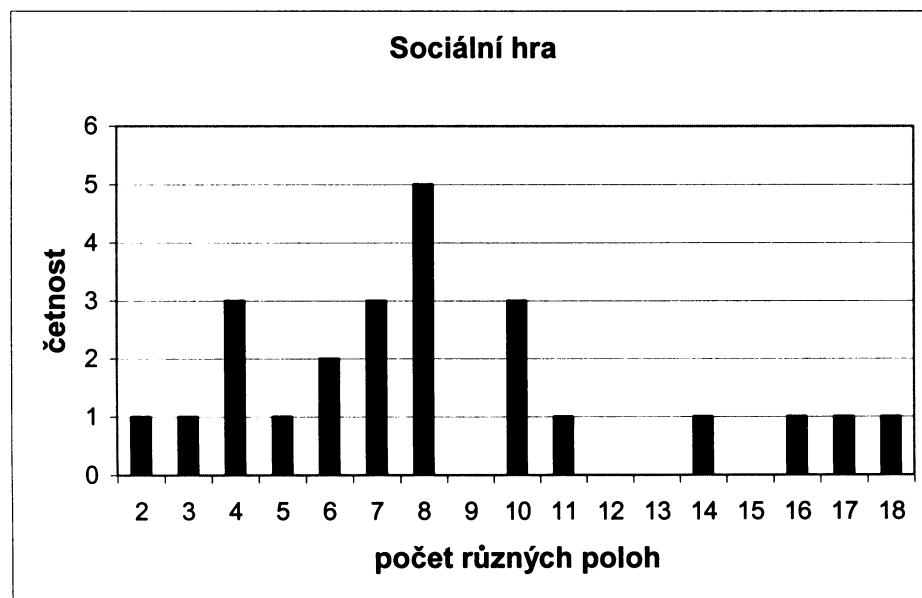
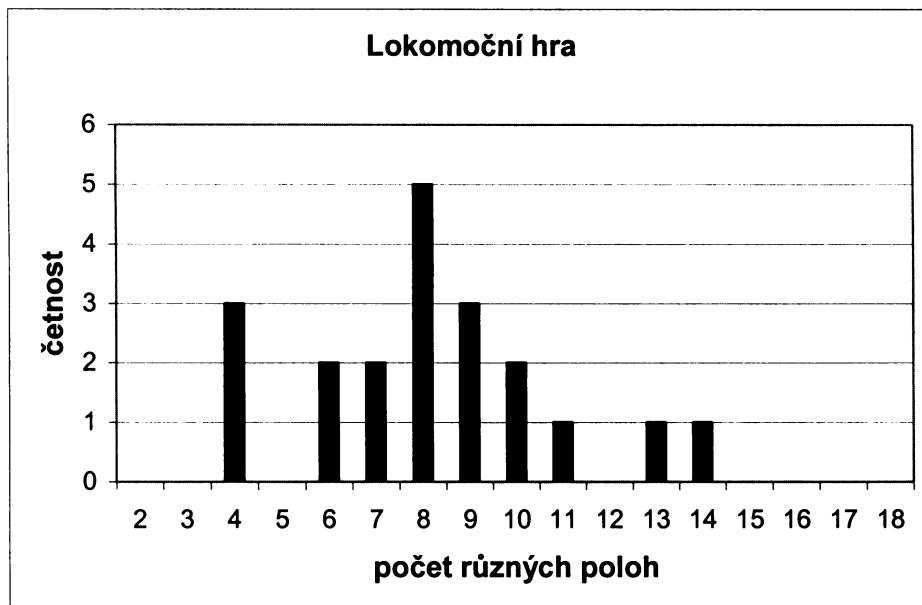
V obou typech hry se objevily určité polohy, které se vyskytovaly jen v jednom a ne v druhém typu hry. Znaménkovým testem jsem otestovala, zda je více takovýchto výlučných poloh v lokomoční nebo v sociálně hře. Závislost byla na 5% hladině významnosti prokázána ( $p=0,04$ ). V lokomoční hře se vyskytuje výlučných poloh více (21 poloh) než v sociální hře (9 poloh) (obr. 17.).

Vysoko signifikantní byl rozdíl mezi lokomoční (20 poloh) a sociální hrou (3 polohy) ve výskytu výlučných poloh vychýlených ve frontální rovině ( $p=0,0005$ - znaménkový test).

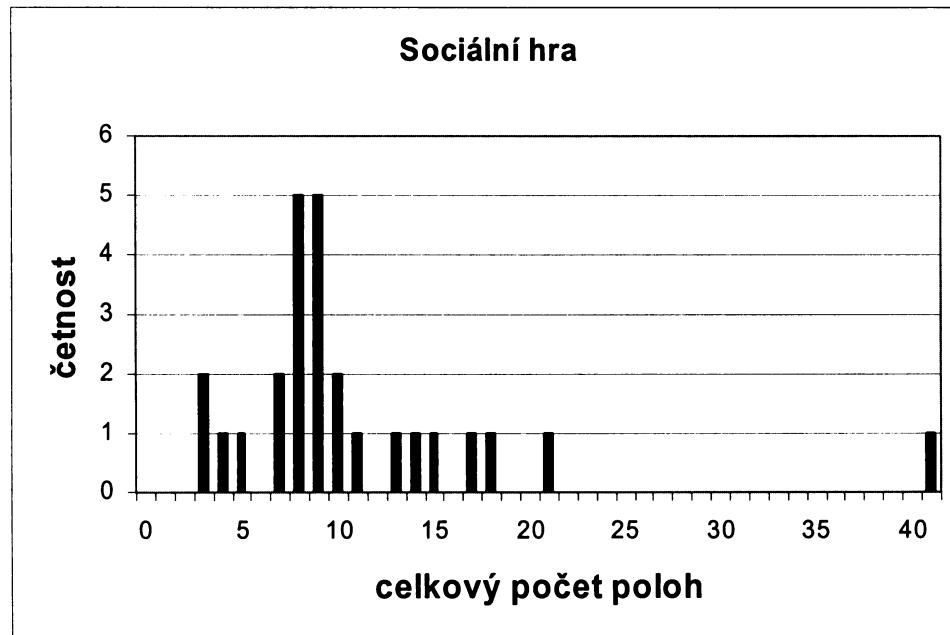
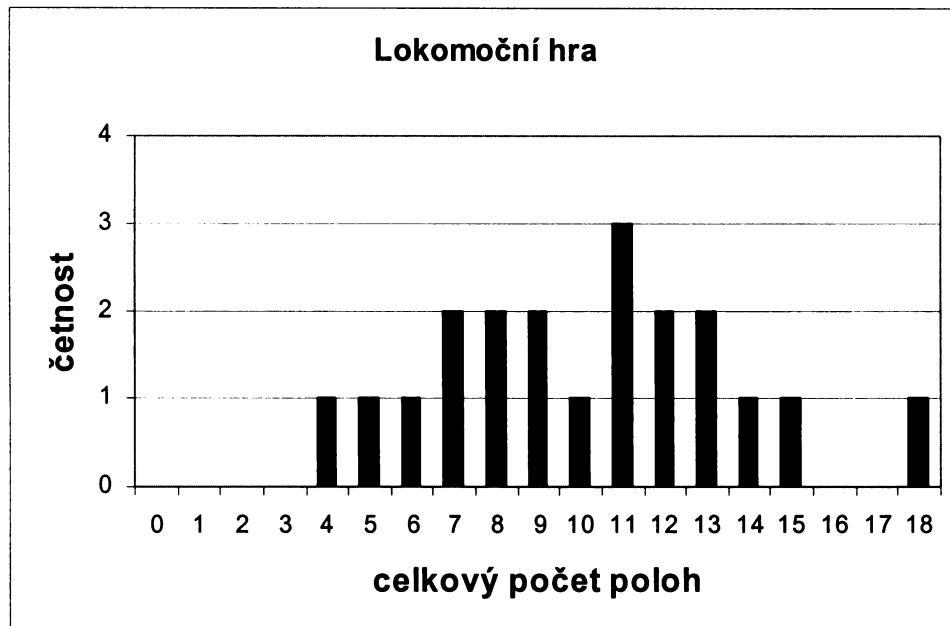
#### **Polohy vychýlené ve frontální rovině**

V sociální a lokomoční hře byl prokázán rozdíl v podílu pozorování, ve kterých se vyskytnou polohy vychýlené ve frontální rovině ( $p=0,02$  -  $\chi^2$  test) (obr. 16.). V lokomoční hře bylo 13 z 20 (tj. 65%) poloh vychýlených ve frontální rovině, zatímco v sociální hře bylo takových případů pouze 7 z 24 (tj. 29%).

Obr. 14. Variabilita v počtu různých poloh během jednoho pozorování v lokomoční a sociální hře – rotace hlavy

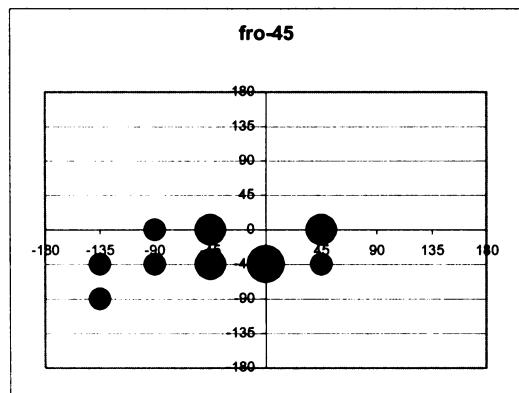


Obr. 15. Variabilita v celkovém počtu poloh během jednoho pozorování v lokomoční a sociální hře – rotace hlavy

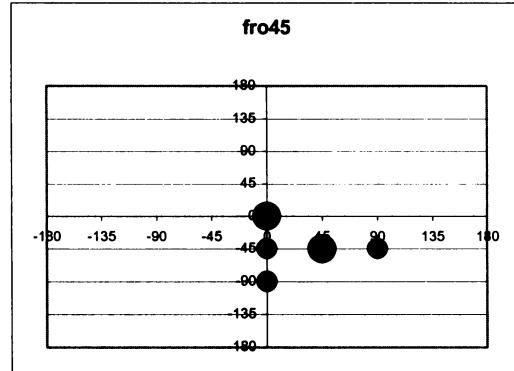
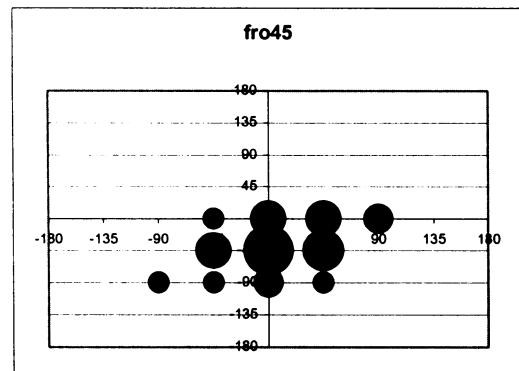
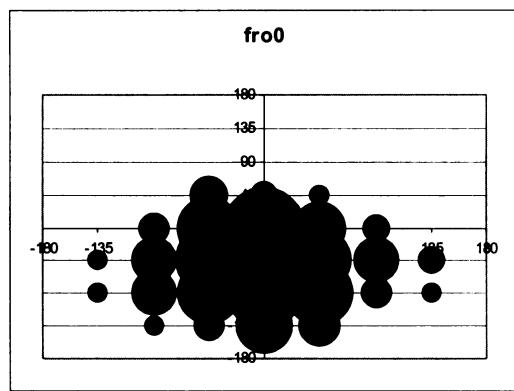
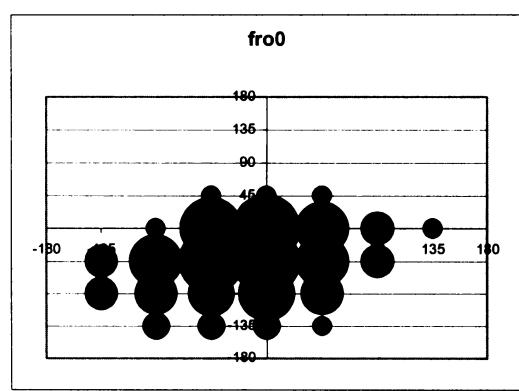
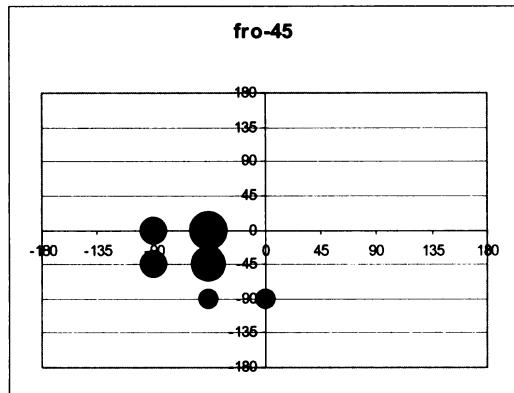


Obr. 16. Polohy hlavy při rotaci hlavy pro různé hodnoty ve frontální rovině (osa x – horizontální rovina, osa y – sagitální rovina, velikost bubliny – počet poloh)

### Lokomoční hra



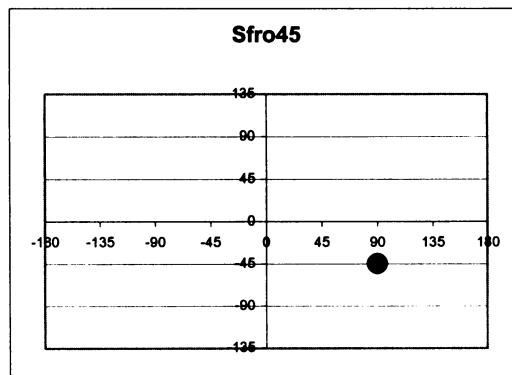
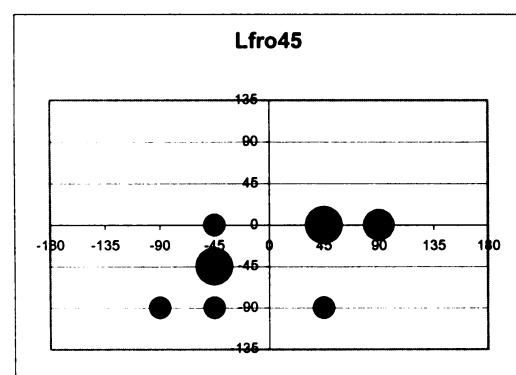
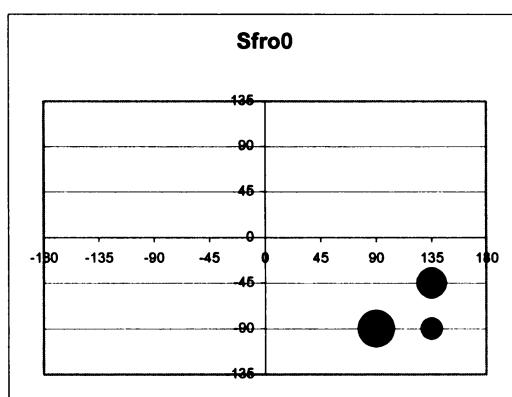
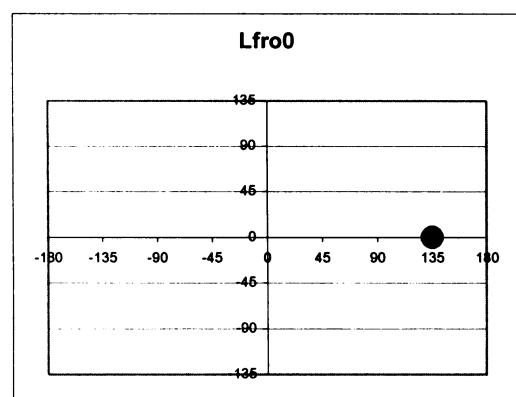
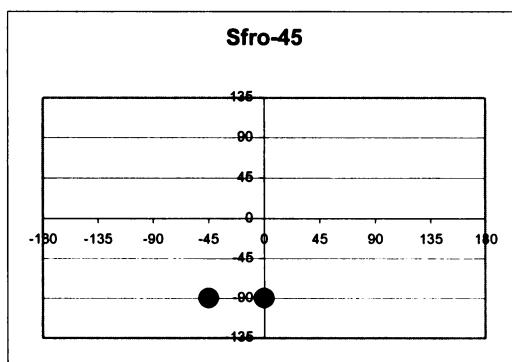
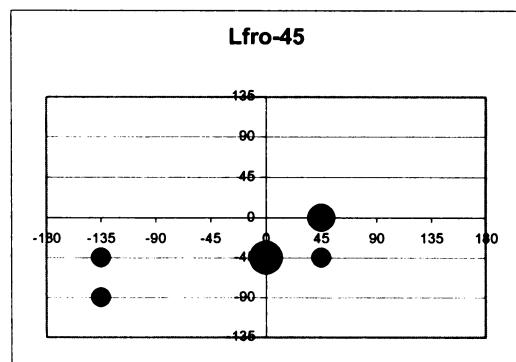
### Sociální hra



Obr. 17. Výlučné polohy při rotaci hlavy pro různé hodnoty ve frontální rovině (osa x – horizontální rovina, osa y – sagitální rovina, velikost bubliny – počet poloh)

Lokomoční hra

Sociální hra



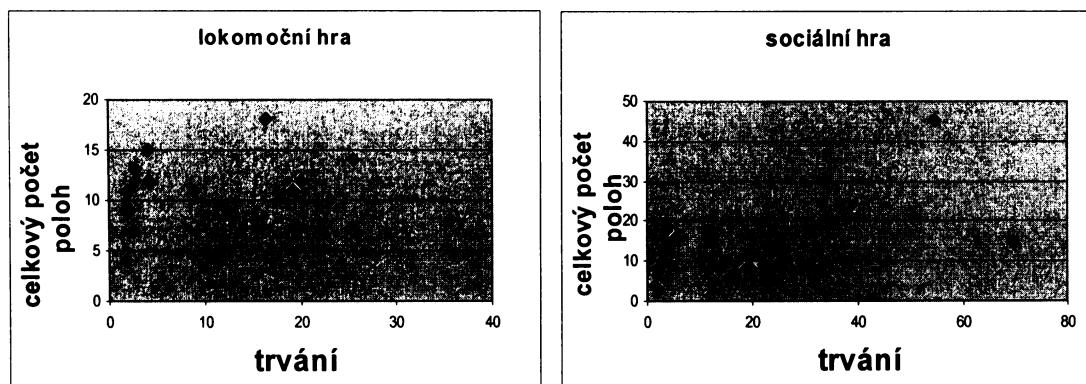
## Časový průběh

Poněvadž jednotlivé rotace hlavy byly velmi různorodé z hlediska počtu poloh a trvání, rozhodla jsem se inspekci dat odhadnout, zda se jedná o jeden typ prvku s velkou kontinuální proměnlivostí, anebo zda se případně ukáže disjunktní rozložení. Graficky jsem analyzovala časový průběh prvku rotace hlavy, tedy naplotováním zjišťovala, jak se mění počet poloh a rychlosť střídání poloh v závislosti na trvání (obr. 18, 19.).

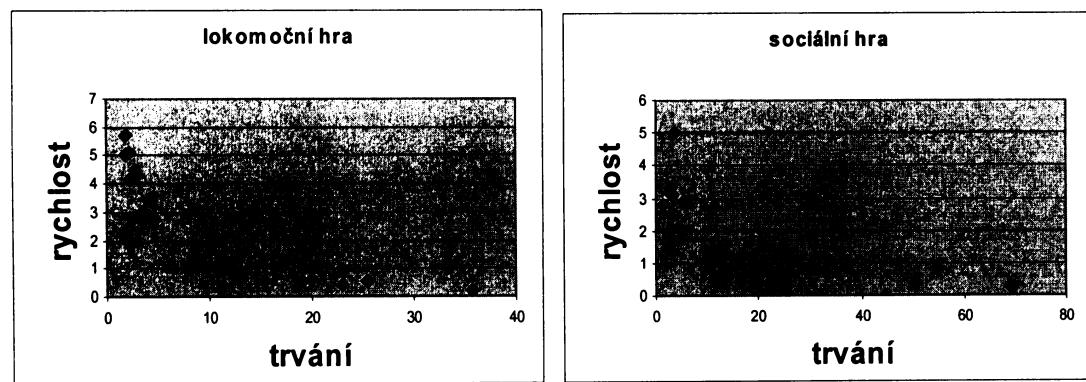
Zejména z obrázku 19 vyplývá, že by se zřejmě mohlo jednat o dvě behaviorální kategorie. Jeden cluster podél osy y zahrnuje rotace velice rychlé a krátké a druhý podél osy x rotace s rychlosťí pod 2 polohy za sekundu s delším trváním (obr. 19.).

Toto zjištění může být podnětem k dalšímu výzkumu z hlediska kontextu a funkce těchto dvou variant rotace hlavy.

Obr. 18. Závislost celkového počtu poloh na trvání – rotace hlavy



Obr. 19. Závislost rychlosťi na trvání – rotace hlavy



## **5.5 PREDIKCE P5<sub>A</sub> vs. P5<sub>B</sub>**

**P5<sub>A</sub>** Zavírání očí má pouze znáhodňující funkci – vyskytuje se stejně často v orientaci k partnerovi i od partnera.

**P5<sub>B</sub>** Zavírání očí má i signalizační funkci – vyskytuje se častěji v orientaci k partnerovi, když ho partner může vidět.

### **ZAVÍRÁNÍ OČÍ**

Tento prvek je poněkud odlišného charakteru, než byly předchozí, nejedná se totiž o sebehandicapující pohyb celého těla nebo části. Zvíře během hry zavírá oči a mě zajímalo, zda toto nějak souvisí s orientací k hernímu partnerovi. Zjistila jsem, že častěji zvíře zavírá oči, když je orientováno k partnerovi ( $p=0,003$  -  $\chi^2$  test) → platí **P5<sub>B</sub>**.

## 6 DISKUZE

Ve své diplomové práci jsem se zaměřila na sebehandicapující prvky, které se vyskytují v hravém chování hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*). Cílem bylo zjistit, jaké sebehandicapující prvky se ve hře vyskytují, jakou mají tyto prvky podobu a funkci.

Vycházela jsem ze dvou odlišných hypotéz vysvětlujících funkci hry. Hypotéza tréninku na nečekané události (Špinka et al. 2001) vidí hru jako chování, při kterém se jedinci učí, jak se vyrovnat s nenadálými událostmi. Při hře dochází k nácviku a zdokonalování reakcí na nečekané situace. Zvíře se tak učí, jak se v takovýchto situacích zachovat a jak se s nimi vyrovnat fyzicky i emocionálně. Zvíře při hře takové situace vyhledává nebo vytváří. K takovému účelu slouží sebehandicapující prvky, projevy náhlé ztráty kontroly. Sebehandicapováním zvíře úmyslně ztrácí kontrolu nad svými pohyby a aktivně se staví do nevýhodné pozice a situace (Špinka et al. 2001). Sebehandicapující prvky, které by podporovaly tuto hypotézu, by měly být co nejvíce variabilní, tak aby mohly vytvářet nepředvídatelné situace. Měly by mít znáhodňující funkci. Variabilní znáhodňující prvky jsou důležité v lokomoční, stejně tak v sociální hře. Takováto podoba a funkce sebehandicapujících prvků však neodpovídá druhé uvažované hypotéze, tedy hypotéze nácviku dovednosti. Podle té hra slouží k procvičování a zdokonalování konkrétních schopností a pohybů potřebných v dospělosti. Znáhodňující sebehandicapující prvky tomuto cíli nenapomáhají, neměly by se tedy podle této hypotézy ve hře vyskytovat vůbec.

Pokud by se sebehandicapující prvky ve hře vyskytly, měly by mít jinou podobu i funkci. Mohly by mít funkci při komunikaci mezi partnery. Zvíře, které předvádí sebehandicapující pohyb nebo se staví do nevýhodné pozice, tak chce ukázat svému partnerovi, že pro něj není nebezpečné (Špinka et al. 2001). Sebehandicapující prvky by tak mohly fungovat jako herní signály. Aby fungovaly jako účinné signály, měly by mít omezenou variabilitu, být ritualizované. Ritualizované prvky by se měly objevovat pouze v sociální hře, kde je důležitá komunikace mezi partnery. Tato predikce by odpovídala oběma uvedeným hypotézám o funkci hry.

Jak ukazují výsledky, v etogramu hry hulmana posvátného se vyskytují prvky sebehandicapující, které nemají ve „vážném“ chování obdobu. Tato skutečnost by podporovala hypotézu, že hra slouží k tréninku reakcí na nečekané události. Na druhou stranu se ve hře objevují také prvky z „vážného“ kontextu. Zvíře si tak při hře může také procvičovat projevy, které bude potřebovat v dospělosti, jak uvádí hypotéza procvičování.

Obě hypotézy jsou postaveny jako navzájem velice kontrastní, ale samozřejmě existuje určitá šedá zóna, kde se vzájemně prolínají. Např. zavěšování se v běžné lokomoci nevyskytuje, ale po doskoku na tenkou větev zvíře může doskočit do závěsu, zachytí se však většinou za obě ruce nebo i nohy. Tento projev je tedy ve hře mnohem variabilnější a je otázka, zda ho brát jako prvek, který je nutné procvičovat, nebo spíše přípravu na nečekané události. Rozhodování, zda se prvek v dospělosti vyskytuje či nikoliv, závisí do značné míry na osobních zkušenostech pozorovatele. V současné době není znám kompletní repertoár "dospělého" chování. Je tedy nutné tyto závěry brát jako předběžné, spíše jako metodický postup. Až bude kompletní etogram chování v dospělosti znám, závěry mohou být jiné. Také počet prvků v etogramu závisí na tom, které prvky se vzájemně sloučí nebo naopak rozpracují na několik jednotlivých položek. Proto není možné přesně kvantifikovat, zda v etogramu převažují prvky sebehandicapující nepodobné vážnému chování nebo naopak prvky nesebehandicapující, které se běžně v repertoáru chování v dospělosti objevují. Do jisté míry vyvážený poměr obou typů prvků v repertoáru však naznačuje, že hra u hulmanů posvátných nejspíš slouží oběma uvedeným funkcím.

Kromě prvků, které mají určitou adaptivní hodnotu, ať už při procvičování či tréninku pro nečekané události, se ve hře objevují i prvky, které nepřináší dlouhodobý užitek. Takovými prvky jsou například herní signály, které vyvolávají či udržují hravou interakci, nebo projevy, kdy silnější jedinec nepoužívá svou plnou sílu (např. zmírněné kousání), přizpůsobuje se svému partnerovi, tak aby hra mohla pokračovat.

Zaměřila jsem se na to, zda se ve hře vyskytují dva typy sebehandicapujících prvků – variabilní se znáhodňující funkcí a ritualizované se signální funkcí. Jak již jsem uvedla, ritualizace u primátů zahrnuje jen malé změny pohybu jako takového, jemné pohyby mohou být běžnější než přehnaně zvýrazněné, různé prvky projevu se mohou nezávisle měnit (Hinde 1966). Například typický ritualizovaný projev, jakým je hravý obličej (*play face*), se může ve své podobě značně lišit (viz kap. 2.5.2). Z kritérií ritualizace uvedených v kap. 2.6.1 mě nejvíce zajímala stereotypnost, to znamená, zda mají signální SH prvky nižší variabilitu než prvky znáhodňující. Při posuzování variability jsem neměla přesné kritérium, co považovat za stereotypní a co už za velmi variabilní. U vybraných prvků byly zaznamenávány jednotlivé polohy. Průměrný počet a také zastoupení různých poloh v jednotlivých provedeních je však blíže k maximální variabilitě než k maximální stereotypnosti.

Dále mě zajímalo, zda se daný SH prvek vyskytuje v lokomoční či sociální hře. Pokud by se prvek objevoval v obou typech hry a měl obojí funkci, tedy znáhodňující i signalizační, předpokládala jsem, že v sociální hře bude mít nižší variabilitu. Z herního etogramu hulmana

posvátného byly vybrány tři typické a jasně definovatelné prvky, u kterých se dá variabilita dobře zhodnotit. Jsou to rotace hlavy, svalení a zavěšování. Tyto tři prvky se vyskytují v hojném míře v lokomoční i sociální hře. U všech těchto prvků jsem hodnotila počet různých poloh a celkový počet poloh, které se vyskytly během jednoho pozorování, trvání a rychlosť pohybu. Dalším prvkem vybraným pro analýzu bylo zavírání očí, které se běžně vyskytuje v herním repertoáru mnoha druhů opic. Jedná se o prvek v mnohém odlišný od předchozích. Nejedná se o sebehandicapující pohyb či pozici, ale zvíře se znevýhodňuje oproti partnerovi tím, že omezuje své smyslové vnímání. Zde by se těžko mohlo uplatňovat snížení variability pohybu, zavření očí je vždycky stejné. Naopak důležitá je orientace. Pokud by tento projev měl signální funkci, měl by být předváděn v takové orientaci, aby byl pro partnera dobré viditelný, jako je tomu například u hravého obličeje. Jednotlivé prvky jsou probrány v následujících částech.

### **Rotace hlavy**

Lokomoční rotační pohyby jsou důležitou součástí herního repertoáru snad u všech savců (Wilson & Kleiman 1974). Rotační pohyby hlavy a těla jsou jedinečné pro hravé chování (Sade 1973). Zaklánění a rotace hlavy jsou běžným prvkem ve hře nejen u hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*). Byly pozorovány u bonobů (*Pan paniscus*) (Enomoto 1990), šimpanzů (*Pan troglodytes*) (Nishida & Wallauer 2003), medvědů hnědých (*Ursus arctos*) (Benett 1982 cit. v Fagen 1984), gazel atlaských (*Gazella cuvieri*) (Gomendio 1988) domácích prasat (*Sus scrofa f. domestica*) (Donaldson et al. 2002) nebo u psů (*Canis lupus*) (Bekoff 1974), rotace celého těla i u lvíčků zlatých (*Leontopithecus rosalia*) (de Oliviera et al. 2003).

Během normální lokomoce je naopak hlava stabilizovaná, což je důležité pro udržení pohledu. Hlava rotuje pouze v malých úhlech (<5°) tak, aby kompenzovala pohyb těla při chůzi (Hirasaki & Kumakura 2004). Poloha hlavy zůstává taková, aby horizontální polokružné chodby zůstávaly rovnoběžné se zemí a mozek mohl dobře zpracovávat senzorické informace o rovnováze a poloze těla (Dunbar et al. 2004). Zatímco při pomalé chůzi může rotace dosahovat až 30° v sagitální rovině a 180° v horizontální rovině, jak se zvíře ohlíží doleva a doprava, při rychlém běhu je hlava stabilizovaná ve všech třech rovinách (Dunbar et al. 2004). Rychlé rotační pohyby hlavy vedou k dočasné ztrátě rovnováhy, zhoršení orientace v prostoru a tím ke ztrátě kontroly nad pohybem zvířete. Jsou výrazně sebehandicapující a objevují se pouze v hravém chování.

Během rotačního pohybu hlavy jsem zaznamenávala její jednotlivé polohy ve třech rovinách – horizontální, sagitální, frontální. Zastoupení různých poloh se při jednotlivých provedeních liší a také průměrný počet různých poloh je poměrně vysoký v lokomoční i v sociální hře.

Variabilita v počtu různých poloh i v celkovém počtu poloh, které se vyskytly během jedné rotace, byla stejně vysoká v obou typech hry. Oproti očekávání byly jednotlivé úseky mezi sebou variabilnější z hlediska počtu různých poloh a celkového počtu poloh v sociální hře. Stejně dopadla i analýza trvání pohybu, v sociální hře je proměnlivější. Nezdá se tedy, že by tento pohyb byl nějakým způsobem ritualizovaný. Větší variabilitu u sociální hry, je pravděpodobně možné vysvětlit tím, že zvíře sleduje svého partnera a řídí se podle jeho reakcí. Podle toho, jak se partner chová, je rotační pohyb buď delší, a tedy zvíře stihne vystřídat víc poloh, a nebo kratší. Rozdíl v počtu různých poloh, celkovém počtu poloh a v trvání nebyl statisticky významný. Grafy na obr. 16. ukazují, jaké polohy se během rotace vyskytly. Jak je patrné, při sociální hře jsou polohy soustředěny nejvíce kolem centrální polohy hlavy (horizontální 0, sagitální 0 nebo 45, frontální 0), okrajových poloh je mnohem méně než v lokomoční hře. To je ještě více patrné, když se podíváme na analýzu výlučných poloh (obr. 17.), tedy těch, které se vyskytují jen v jednom typu hry. Mnohem více takových poloh se vyskytuje v lokomoční hře. Jsou to zejména polohy vychýlené ve frontální rovině, tedy při kterých je hlava zvířete nakloněna na stranu. Taková poloha hlavy značně mění úhel pohledu. Zdá se tedy, že při sociální hře je důležitá samotná dynamika pohybu, která zvíře znevýhodňuje oproti partnerovi, samotný rotační pohyb hlavy zhoršující orientaci a rovnováhu. Kdežto při lokomoční hře zvíře více zkouší neobvyklé krajní a značně krkolomné polohy hlavy, které mění úhel pohledu na svět. Jde spíš o to, vyzkoušet různé polohy, dostat hlavu do nečekané pozice.

## Svalení

Poloha na zádech či na boku při hře s partnerem je pro zvíře velice nevýhodná, zvíře nemůže na partnera zaútočit. Svalení před partnerem bývá často uváděno jako herní prvek. Kromě hulmanů posvátných bylo pozorováno i u šimpanzů (Flack et al. 2004), tchořů tmavých (Poole 1966, 1978), prasat (Donaldson et al. 2002). Často bývá uvedeno jako způsob výzvy ke hře.

Při svalení bylo hodnoceno pět poloh. Nezdá se, že by svalení bylo projevem nějakým způsobem ritualizovaným. Variabilita je značná a neliší se u lokomoční a sociální hry. Počet

různých poloh ani celkový počet poloh během jednoho svalení se nelišil u lokomoční a sociální hry. Stejně tak nebyl prokázán rozdíl v trvání a rychlosti pohybu.

Zvíře se handicapuje jednak díky nepřirozenému pohybu těla, jednak díky neobvyklé poloze celého těla i hlavy a také nevýhodné pozici vůči partnerovi. Ovšem jedná se o zcela jiný způsob sebehandicapujícího pohybu, než je rotační pohyb hlavy. Pohyb je pomalejší, nedochází tolik k omezení senzorického vnímání a ztrátě orientace.

### **Zavěšování**

Hulmani posvátní si velice často hrají ve větvích zavěšeni za končetiny. Při zavěšení je zvíře znevýhodněno zvlášť třeba při zápasení s partnerem. Ale i při lokomoční hře zvíře zkouší a střídá různé polohy, často krkolomné a nebezpečné. Při zavěšování jsem zaznamenávala kombinace všech čtyř končetin. Jako modifikovaný byl označován závěs, kdy se zvíře alespoň jednou končetinou podpíralo o pevný podklad. Ani u tohoto prvku se nezdá, že by byl nějakým způsobem ritualizovaný. Mezi lokomoční a sociální hrou nebyl prokázán rozdíl v počtu různých poloh, v celkovém počtu poloh ani v trvání závěsu. Rychlosť střídání poloh byla o něco vyšší v sociální hře, ale pouze u věkové kategorie 4 a nikoliv u kategorie 3.

### **Zavírání očí**

Tento prvek je poněkud odlišného charakteru, než byly předchozí. Nejedná se totiž o sebehandicapující pohyb celého těla nebo jeho části ani o sebehandicapující polohu. Zvíře během hry zavírá oči a tak omezuje své smyslové vnímání. Zrak je při hře nejdůležitější smysl. Zavírání očí je velice běžné nejen u hulmanů ale i u dalších druhů, např. již zmiňovaného langura duka (*Pygathrix nemaeus*) (Kavanagh 1978 cit. v Pellis & Pellis 1996) bývá součástí hravého obličeje (Bolwig 1963, Pellis & Pellis 1996).

Pokud by tento prvek měl mít signální funkci, měl by být předváděn tak, aby byl dobře viditelný pro partnera. Pika et al. (2003) pozorovali, že gorily přizpůsobovaly gesta pozici partnera, většina vizuálních gest byla použita, když se partner díval. Také mladí šimpanzi používají signál výzvy ke hře jen, když je partner orientován tak, aby je viděl (Tomasello et al. 1994, 1997 cit. v Tomasello & Zuberbühler 2002). Zanalyzovala jsem proto případy, kdy zvíře oči zavíralo nebo otvíralo. Ukázalo se, že mnohem častěji zvíře oči zavírá, když je orientováno směrem k partnerovi. Oči otvírá bez ohledu na orientaci k partnerovi, se zavřenýma očima nemůže vidět, kde se partner nachází. Protože celkově byl vyšší čas, kdy bylo zvíře orientováno od partnera, také většina otevření očí spadla do této periody.

Výsledek by podporoval hypotézu, že zavírání očí by mohlo sloužit jako herní signál. Tento prvek se navíc vyskytuje téměř výhradně v sociální hře. Dalším znakem, který by toto podporoval, je nápadné zbarvení očních víček. Během ritualizace někdy vznikají nápadné struktury či zbarvení, které zvyšují nápadnost signálů. Oční víčka mladých hulmanů posvátných jsou zbarvena světle šedě a vynikají na černém obličeji. Takové nápadné zbarvení očních víček se objevuje i u dalších druhů primátů, např. langura duka (*Pygathrix nemaeus*) (Kavanagh 1978 cit. v Pellis & Pellis 1996), mangabeje rudoohlavého (*Cercocebus torquata*) (Chevalier-Skolnikoff 1973), kde je zbarvení ještě mnohem výraznější, tady souvisí s agresí.

Jediným ze čtyř vybraných prvků, u kterého se dají najít znaky ritualizace, je zavírání očí. Tento prvek tedy zřejmě má signální funkci. Jinak jsou vybrané sebehindicapující prvky velice variabilní v lokomoční i sociální hře a zřejmě slouží ke znáhodňování situací, jak předpovídá hypotéza tréninku pro nečekané události (Špinka et al. 2001). Zatímco v sociální hře dochází ke znáhodňování hlavně díky dynamice pohybu, v lokomoční hře zvíře zkouší nezvyklé a krkolomné polohy, díky kterým se dívá na okolní svět z jiného úhlu.

Zajímavé bylo srovnání lokomoční a sociální hry z hlediska toho, jaké se zde vyskytují prvky. Ukázalo se, že v mnohem větší míře se v sociální hře vyskytuje svalení rotace hlavy, zavírání očí a pak také přemec a kotrmelec. V lokomoční hře se naopak vyskytovalo nejvíce zavěšování. V sociální hře převažují prvky, kde je důležitá dynamika pohybu, rychle se střídají jednotlivé polohy. Nezdá se však, že by se jednalo o ritualizované polohy či postoje, které by něco signalizovaly. Jiným případem je zavírání očí, které zřejmě signální funkci má, nese i znaky ritualizace. Naproti tomu v lokomoční hře převažují spíš statické prvky, při kterých zvíře zkouší nové polohy, neobvyklé a často velice krkolomné. Při zavěšování se v lokomoční hře objevují více polohy, při kterých je zvíře nějak natočené a vnímá svět kolem sebe z jiného úhlu. Stejně tak při rotaci hlavy se více vyskytují polohy, kdy je hlava zvířete natočena ve frontální rovině, tedy opět polohy nezvyklé, zkreslující úhel pohledu.

## Věk

Mnohé práce uvádějí, že hra výrazně souvisí s věkem zvířete (Zucker & Clarke 1992, Byers & Walker 1995, Watson & Croft 1996, Byers 1998, Burghardt 1998). Různé formy hry převažují v různé fázi ontogenetického vývoje. Vrchol lokomoční hry nastává většinou dříve než sociální. Zvířata se během sociální hry učí přizpůsobovat své reakce chování partnera.

Proto sociální hra slouží déle k tréninku nepředvídatelného než hra lokomoční (Špinka et al. 2001).

Mě zajímalo, jak je tomu u hulmanů posvátných, zda se s věkem mění forma hry či typ hry. Podle autorů hypotézy tréninku pro nečekané události (Špinka et al. 2001), ale i jiných autorů (Fagen & Fagen 2004), přináší hra okamžitý prospěch. Mladě by tedy při hře mělo nejvíce trénovat to, co momentálně potřebuje. Mláďata jsem rozdělila do čtyř věkových kategorií. V první kategorii jsou mláďata do věku jednoho týdne, jsou hnědá a mají růžový obličej. Tato mláďata jsou velmi malá a po celý čas se zdržují u matky či jiné samice, které o ně pečují. Začínají prozkoumávat okolní svět. Novorozená mláďata si obecně hrají méně. Nemají ještě dokonale vyvinuté fyzické a nervové schopnosti pro rychlé změny během sebehandicapování (Špinka et al. 2001). V druhé kategorii jsou mláďata do věku tří měsíců, jsou hnědá, mají už tmavý obličej. Tato mláďata jsou také ještě většinu času v dosahu dospělých samic, ale už se seznamují s ostatními členy tlupy, s ostatními mláďaty. Jejich pohyby nejsou ještě tak koordinované, hrají si spíše na zemi, v bezpečnějším prostředí. Při pohybu na stromech je dospělé samice nosí. Do třetí kategorie patří mláďata stará přibližně od tří do pěti měsíců, jejich srst se přebarvuje od hnědé do stříbrné. V tomto věku se více osamostatňují. Tráví více času bez dospělých, jsou sama nebo s ostatními mláďaty. Zdokonalují své motorické schopnosti, často si hrají na stromech. Do kategorie 4 jsem zařadila zcela přebarvená mláďata. V tomto věku je pro ně důležité budovat si vztah s ostatními členy tlupy, spíš než trénovat motorické schopnosti, ty už mají dokonale rozvinuté. Do této kategorie jsem zahrnula i dospělá zvířata, hra by se u nich neměla nějak výrazně lišit.

Výsledky by podporovaly hypotézu, že hra se s věkem mění. Mění se zejména typ hry. U nejmladších mláďat kategorie 1 jsem měla velmi málo záznamu, navíc se sebehandicapující prvky v jejich hře téměř nevyskytují, do analýzy jsem je proto nezařadila. U mláďat kategorie 2 převažuje sociální hra. Pro tato mláďata je důležité seznámit se s ostatními členy tlupy, k čemuž sociální hra také slouží. Ve větvích se pohybují spíše s matkou či tetičkou, nemají ještě dokonale vyvinutý pohybový aparát, lokomoční hra proto není na prvním místě. S přibývajícím věkem vzrůstá důležitost rozvíjet své vlastní motorické schopnosti. Tato starší mláďata se pohybují samostatněji, a to i ve větvích. Zatímco mladší mláďata při pohybu ve větvích matky přenášejí, starší mláďata jsou samostatnější. Je proto důležité, aby se v tomto prostředí naučila pohybovat. Proto se nejvíce věnují lokomoční hře, zejména v korunách stromů, vybírají si tenké koncové větvičky. Nejčastějším prvkem je zavěšování. Nejstarší mláďata a juvenilové pohyb ve větvích už dokonale ovládají. Jsou pro ně důležitější sociální interakce a také ohodnocení vlastních schopností v porovnání s ostatními. Solitérní

lokomoční hře se věnují jen minimálně. Většinu času tráví hrou s partnerem. Ve hře objevují nové prvky jako je přemet nebo kotrmelec, také ostatní sebehandicapující prvky (rotace hlavy, svalení) se vyskytují častěji. Jak už bylo řečeno, mají znáhodňující funkci a zvíře se tak učí vyrovnávat s nečekanými událostmi.

Faktor věku jsem zahrnula také do modelů pro výpočet rozdílů mezi lokomoční a sociální hrou s cílem zjistit, zda má věk vliv na provedení určitého prvku (rotace hlavy, svalení, zavěšování). Pouze u zavěšování byl prokázán signifikantní vliv věku na počet různých poloh a celkový počet poloh. Mláďata kategorie 3 se v mnohem větší míře věnují lokomoční hře, zavěšování je přitom nejčastějším prvkem. Mláďata v této věkové kategorii vystřídají během zavěšování více poloh než zvířata starší.

Obecně se dá shrnout, že s věkem se příliš nemění forma prvků, ale spíš četnost jeho použití a převažující forma hry.

Výsledky práce naznačily, že výzkum v oblasti hravého chování hulmanů posvátných by mohl dále pokračovat. Zajímavá by byla podrobnější analýza jednotlivých prvků nebo například analýza ontogenetického vývoje hry. Zajímavé by určitě bylo také srovnání u individuálně rozeznávaných jedinců.

## 7 SOUHRN A ZÁVĚR

Tato diplomová práce se zabývá studiem hravého chování hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus*). Podrobněji jsem se zaměřila na sebehandicapující prvky, které jsou pro hravé chování charakteristické. Jsou to takové projevy, pohyby či postoje, kterými zvíře samo sebe znevýhodňuje ať už při solitérní lokomoční hře nebo při hře s partnerem.

Vycházela jsem ze dvou uvedených hypotéz o funkci hry – hypotézy procvičování a hypotézy tréninku pro nečekané události. Tyto dvě hypotézy se výrazně liší v názoru na strukturu, funkci a výskyt sebehandicapujících prvků. Podle **hypotézy tréninku pro nečekané události** se ve hře zcela jistě objevují vysoce variabilní sebehandicapující prvky, které jsou odlišné od chování v dospělosti a mají znáhodňující funkci, a to ve hře sociální i solitérní lokomoční. Podle **hypotézy procvičování** by se ve hře variabilní sebehandicapující prvky vyskytovat neměly. Hra by měla obsahovat převážně nesebehandicapující prvky podobné projevům v dospělosti. Druhým typem sebehandicapujících prvků by mohly být prvky ritualizované, plnící roli herních signálů v sociální hře. Ritualizované (málo variabilní) sebehandicapující prvky v sociální hře jsou v souladu s oběma uvedenými hypotézami.

Cílem diplomové práce bylo sestavit etogram hravého chování hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus*) a odpovědět na následující otázky:

### 1) Jaké prvky se objevují v etogramu?

**P1<sub>A</sub>** V etogramu hry hulmanů posvátných převládají sebehandicapující prvky nepodobné chování v dospělosti.

**P1<sub>B</sub>** V etogramu hry hulmanů posvátných převládají nesebehandicapující prvky podobné chování v dospělosti.

Jak ukazují výsledky, v etogramu hry hulmana posvátného se vyskytují prvky sebehandicapující, nemající obdobu v běžném chování v dospělosti, které svědčí pro predikci **P1<sub>A</sub>** a hypotézu tréninku pro nečekané události. Na druhou stranu se ve hře objevují také prvky z „vážného“ kontextu, podporující predikci **P1<sub>B</sub>** a hypotézu procvičování.

Kromě prvků, které mají určitou adaptivní hodnotu, ať už při procvičování či tréninku pro nečekané události, se ve hře objevují i prvky, které nepřináší dlouhodobý prospěch. Takovými prvky jsou například herní signály, které vyvolávají či udržují hravou interakci, nebo projevy, kdy silnější jedinec nepoužívá svou plnou sílu (např. zmírněné kousání), přizpůsobuje se svému partnerovi, tak aby hra mohla pokračovat.

**2) Jakou mají sebehandicapující prvky formu?**

**P2<sub>A</sub>** Sebehandicapující prvky jsou variabilní.

**P2<sub>B</sub>** Sebehandicapující prvky jsou ritualizované, stereotypní.

Vybrané prvky – rotace hlavy, svalení, zavěšování – jsou velice variabilní. Průměrný počet různých poloh, které se vyskytly během jednoho provedení je poměrně vysoký, také zastoupení jednotlivých poloh se v různých provedeních liší → platí **P2<sub>A</sub>**.

**3) V jakém typu hry se sebehandicapující prvky vyskytují?**

**P3<sub>A</sub>** Sebehandicapující prvky se vyskytují jak v sociální tak v solitérní (lokomoční) hře.

**P3<sub>B</sub>** Sebehandicapující prvky se vyskytují pouze v sociální hře.

Rotace hlavy, svalení a zavěšování se vyskytovaly v lokomoční i v sociální hře → podporuje **P3<sub>A</sub>**, zavírání očí se vyskytovalo převážně v sociální hře → podporuje **P3<sub>B</sub>**.

**4) Jaká je funkce sebehandicapujících prvků?**

**P4<sub>A</sub>** Vybrané sebehandicapující prvky slouží pouze ke znáhodňování – v sociální i solitérní hře jsou stejně variabilní.

**P4<sub>B</sub>** Vybrané sebehandicapující prvky slouží i k signalizaci – v sociální hře jsou více stereotypní (= méně variabilní).

Rotace hlavy, svalení a zavěšování jsou stejně variabilní v lokomoční i sociální hře, zřejmě tedy slouží ke znáhodňování → **P4<sub>A</sub>**.

**5) Jaká je funkce zavíraní očí v hravém chování?**

Jedním z vybraných prvků je zavírání očí. Je to poněkud odlišný projev. Jelikož se nejedná o pohyb ani postoj, nelze posoudit variabilitu. Zavírání očí je vidět jen z určitého pohledu.

**P5<sub>A</sub>** Zavírání očí má pouze znáhodňující funkci – vyskytuje se stejně často v orientaci k partnerovi i od partnera.

**P5<sub>B</sub>** Zavírání očí má i signalizační funkci – vyskytuje se častěji v orientaci k partnerovi, když ho partner může vidět.

Zavírání očí se vyskytovalo častěji v orientaci k partnerovi, převážně v sociální hře, má tedy pravděpodobně signalizační funkci → **P5<sub>B</sub>**.

V etogramu hry hulmana posvátného se vyskytuje velké množství sebehandicapujících prvků, které mohou mít různou funkci. Vybrané sebehandicapující prvky – rotace hlavy, svalení, zavěšování – jsou velice variabilní a vyskytují se v lokomoční i sociální hře. Zřejmě tedy slouží ke znáhodňování situací, jak předpovídá hypotéza tréninku pro nečekané události. Jediným z vybraných prvků, u kterého se dají najít znaky ritualizace, je zavírání očí. Tento prvek se vyskytuje téměř výhradně v sociální hře a převážně v orientaci k partnerovi. Pravděpodobně tedy má signální funkci.

## 8 LITERATURA

- Abegg, C. & Thierry, B. 2002. The phylogenetic status of Siberut macaques: hints from the bared-teeth display. *Primate Report* 63.
- Andrew, R.J. 1963. The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. *Behaviour* 20, 1-109.
- Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. 1974. Exploration and Social Play in Squirrel Monkeys (*Saimiri*). *Amer. Zool.* 14, 303-315.
- Barrett, L., Dunbar, R.I.M. & Dunbar, P. 1992. Environmental Influences on Play Behaviour in Immature Gelada Baboons. *Animal Behaviour* 44, 111-115.
- Bateson, G. 1955. A theory of play and fantasy. *Psychiatry research Reports* 2, 39-51.
- 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. 1982. Functional aspects of play revealed by structural components and social interaction patterns. *The Behavioral and Brain Sciences* 5, 156-157.
- Bekoff, M. 1984. Social play behavior. *BioScience* 34, 228-229.
- Bekoff, M. 1995. Play signals as punctuation: the structure of social play in canids. *Behaviour* 132, 419-429.
- Bekoff, M. 2001a. Social play behaviour: Cooperation, Fairness, Trust, and the Evolution of Mortality. *Journal of Consciousness Studies* 8, 81-90.
- Bekoff, M. 2001b. The evolution of animal play, emotions, and social morality: on science, theology, spirituality, personhood, and love. *Zygon* 36, 615-654.
- Bekoff, M. & Allen, C. 1998. Intentional communication and social play: how and why animal negotiate and agree to play. In: *Animal Play. Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives* (Ed. by M. Bekoff & J.A. Byers) Cambridge , Cambridge University Press.
- Bekoff, M. & Byers, J.A. 1998. *Animal Play. Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives* . Cambridge: Cambridge University Press.
- Bennett, J. 1982 Islands of the bears (16 mm sound film). London, Survival Anglia.
- Biben, M. 1989. Effects of social environment on play in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*): Resolving Harlequin's dilemma. *Ethology* 81, 72-82.

- Biben, M. 1998. Squirrel monkey playfighting: making the case for a cognitive training function for play. In: *Animal Play. Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives* (Ed. by M. Bekoff & J.A. Byers), pp. 161-182. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bolwig, N. 1963. Facial expression in primates with remarks on a parallel development in certain carnivores (a preliminary report on work in progress). *Behaviour* 22, 167-192.
- Borries, C. 2000. Male dispersal and mating season influxes in Hanuman langurs living in multi-male groups. In: *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition* (Ed. by Kappeler), pp. 146-158. Cambridge, Cambridge University Press.
- Borries, C., Koenig, A. & Winkler, P. 2001. Variation of Life History Traits and Mating Patterns in Female Langur Monkeys (*Semnopithecus Entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50, 391-402.
- Borries, C., Sommer, V. & Srivastava, A. 1991. Dominance, age and reproductive success in free-ranging female Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology* 12, 231-257.
- Bradbury, J. W. and Vehrencamp, S. L. 1998 Principles of animal communication.
- Braestrup, F.W. 1966. Social and communal display. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 375-386.
- Burghardt, G.M. 1999. Conceptions of play and the evolution of animal minds. *Evolution and Cognition* 5, 115-123.
- Burghardt, G.M. 1998. Play. In: *Comparative Psychology: a Handbook* (Ed. by A. Greenberg & M. Haraway), pp. 725-735. New York, Garland Press.
- 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. & Walker, C. 1995. Refining the motor training hypothesis for the evolution of play. *The American Naturalists* 146, 25-40.
- Chevalier-Skolnikoff, S. 1973. Facial Expression of Emotion in Nonhuman Primates . In: *Darwin and Facial Expression: a Century of Research in Review* (Ed. by P. Ekman), pp. 11-89. New York, Academic Press.
- Chhangani, A.K. & Mohnot, S.M. 2004. Crop raid by Hanuman langur *Semnopithecus entellus* in and around Aravallis, (India) and its management. *Primate report* 69.
- Cullen, J.M. 1966. Reduction of Ambiguity Through Ritualization. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 363-374.
- Curtin, R.A. 1984. *Play, Practice and Predictability in Nonhuman Primates : A Study of the Langur Presbytis Entellus.*

De Oliveira, C.R., Ruiz-Miranda, C.R., Kleiman, D.G. & Beck, B.B. 2003. Play Behavior in Juvenile Golden Lion Tamarins (Callitrichidae : Primates): Organization in Relation to Costs. *Ethology* 109, 593-612.

Donaldson, T.M., Newberry, R.C., Spinka, M. & Cloutier, S. 2002. Effects of Early Play Experience on Play Behaviour of Piglets After Weaning. *Applied Animal Behaviour Science* 79, 221-231.

Dunbar, D.C., Badam, G.L., Hallgrímsson, B. & Vieilledent, S. 2004. Stabilization and Mobility of the Head and Trunk in Wild Monkeys During Terrestrial and Flat-Surface Walks and Gallops. *Journal of Experimental Biology* 207, 1027-1042.

Enomoto, T. 1990. Social play and sexual behavior of the bonobo (*Pan paniscus*) with special reference to flexibility. *Primates* 31, 469-480.

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

Fagen, R. 1984. Play and behavioural flexibility. In: *Play in Animals and Humans* (Ed. by P.K. Smith) Oxford, Basil Blackwell.

Fagen, R. & Fagen, J. 2004. Juvenile Survival and Benefits of Play Behaviour in Brown Bears, Ursus Arctos. *Evolutionary Ecology Research* 6, 89-102.

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.

Fontaine, R.P. 1994. Play as physical flexibility training in five ceboid primates. *Journal of Comparative Psychology* 108, 203-212.

Gomendio, M. 1988. The development of different types of play in gazelles - implications for the nature and functions of play. *Animal Behaviour* 36, 825-837.

Groos, K. 1898. *The Play of Animals*. New York: Appleton.

Hasson, O. 1994. Cheating signals. *Journal of Theoretical Biology* 167, 223-238.

Hinde, R.A. 1982. *Ethology*.

Hinde, R.A. 1966. Ritualization and Sicial Communication in Rhesus Monkeys. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 285-294.

Hirasaki, E. & Kumakura, H. 2004. Head Movements During Locomotion in a Gibbon and Japanese Macaques. *Neuroreport* 15, 643-647.

Hrdy, S. B. 1974. Male-male competition and infanticide among thelangurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia primatologica* 22, 19-58.

Hrdy, S.B. 1977. *Langurs of Abu, Male and Female Reproductive Strategies*. Cambridge: Harward University Press.

- Huxley, J. 1966. Introduction - A Discussion on Ritualization of Behaviour in Animals and Man. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 249-271.
- 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.
- Kavanagh, M. 1978. The social behavior of doucs (*Pygathrix nemaeus nemaeus*) at the San Diego Zoo. *Primates* 19, 101-114.
- Koenig, A. & Borries, C. 2001. Socioecology of Hanuman Langurs: the Story of Their Success. *Evolutionary Anthropology* 10, 122-137.
- Le Resche 1976. Dyadic play in Hamadryas baboons. *Behaviour* 57, 190-205.
- Lewis, K. P.A comparative study of primate play behaviour: Implication for the study of cognition. *Folia Primatologica* 71, 417-421. 2000.
- Loizos, C. 1967. Play Behaviour in Higher Primates: a Review. In: *Primate Ethology* (Ed. by D. Morris).
- Lorenz, K.Z. 1966. Evolution of Ritualizatin in the Biological and Cultural Spheres. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 273-284.
- McFarland, D. 1987. The Oxford Companion to Animal Behaviour. Oxford, Oxford University Press.
- Miklosi, A. 1999. The Ethological Analysis of Imitation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 74, 347-374.
- Modahl, K.B. & Eaton, G.G. 1977. Display behaviour in a confined troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Animal behaviour* 25, 525-535.
- Morris, D. 1966. The Rigidification of Behaviour. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 251, 327-330.
- Morris, D. 1957. "Typical intensity" and its reltion to the problem of ritualization. *Behaviour* 11, 1-12.
- Nishida, T. & Wallauer, W. 2003. Leaf-Pile Pulling: an Unusual Play Pattern in Wild Chimpanzees. *American Journal of Primatology* 60, 167-173.
- Paquette, D. 1994. Fighting and Playfighting in Captive Adolescent Chimpanzees. *Aggresive Behavior* 20, 49-65.
- Pellis, S.M. 1981. The description of social play by the Australian magpie *Gymnorhina tibicen* based on Eshkol-Wachman movement notation. *Bird Behaviour* 3, 61-79.
- Pellis, S.M. 1984. Two aspects of play-fighting in a captive group of oriental small-clawed otters *Amblonyx cinerea*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 65, 77-83.

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. 1998. The structure-function interface in the analysis of play fighting. In: *Animal Play. Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives* (Ed. by M. Bekoff & J.A. Byers), pp. 115-140. Cambridge, Cambridge University Press.

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.

Pereira, M.E. & Preisser, M.C. 1998. Do strong primate players "Self-Handicap" during Competitive Social Play? *Folia Primatol.* 69, 177-180.

Petit, O. & Thierry, B. 1992. Affiliative function of the silent bared-teeth display in Moor macaques (*Macaca maurus*): further evidence for particular status of Sulawesi macaques . *International journal of primatology* 13.

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.

Poirier, F.E. & Smith, E.O. 1974. Socializing Functions of Primate Play. *Amer. Zool.* 14, 275-287.

Poole, T.B. 1966. Aggressive play in polecats. *Symp. Zool. Soc. London* 23-37.

Poole, T.B. 1978. An analysis of social play in polecats (Mustelidae) with comments on the form and evolutionary history of the open mouth play face. *Animal Behaviour* 26, 36-49.

Preuschoft, S. 1992. Laughter and Smile in Barbary Macaques (Macaca-Sylvanus). *Ethology* 91, 220-236.

Rajpurohit, L.S., Chhangani, A.K., Rajpurohit, R.S. & Rajpurohit, D.S. 2004. Observation of isolated/solitary male Hanuman langurs *Semnopithecus entellus* in semi-arid region. *Primate report* 69.

Rajpurohit, L.S., Sommer, V. & Mohnot, S.M. 1995. Wanderers between harems and bachelor bands: male Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur in Rajasthan. *Behaviour* 132, 255-299.

Rooney, N.J., Bradshaw, J.W. & Robinson, I.H. 2001. Do dogs respond to play signals given by humans? *Animal Behaviour* 61, 715-722.

Sade, D.S. 1973. An Ethogram for Rhesus Monkey, I. Antithetical contrasts in posture and movements. *American Journal of Physical Anthropology* 38.

Sharpe, L.L., Clutton-Brock, T.H., Brotherton, P.N.M., 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.

- Sommer, V. & Rajpurohit, L.S. 1989. Male Reproductive Success in Harem Troops of Hanuman Langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology* 10, 293-317.
- Sommer, V., Srivastava, A. & Borries, C. 1992. Cycles, sexuality and conception in free-ranging langurs (*Presbytis entellus*). *American Journal of Primatology* 28, 1-27.
- Spijkerman, R.P., Dienske, H., van Hooff, J.A.R.A.M. & Jens, W. 1996. Differences in variability, interactivity and skills in social play of young chimpanzees living in peer groups and in a large family zoo group. *Behaviour* 133, 717-739.
- Steiner, A.L. 1971. Play activity of columbian ground squirrels. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 28, 247-261.
- Sugiyama, Y. 1965. Behavioral development and social structure in two troops of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Primates* 6, 213-247.
- Symons, D. 1974. Aggressive Play and Communication in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). *Amer. Zool.* 14, 317-322.
- Špinka, M., Newberry, R.C. & Bekoff, M. 2001. Mammalian play: Training for the unexpected. *The Quarterly Review of Biology* 76.
- Tartabini, A. 1991. Social Play Behaviour in Young Rhesus Monkeys Macaca-Mulatta at 3 Different Ages - From the 3rd to the 6th Month of Life. *Behavioural Processes {Behav. Processes}* 24, 185-192.
- 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.
- Tomasello, M. & Call, J. 1997. *Primate Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Tomasello, M., Call, J., Nagell, K., Olguin, K. & Carpenter, M. 1994. The learning and use of gestural signals by young chimpanzees: A trans-generational study. *Primates* 35, 137-154.
- Tomasello, M., Call, J., Warren, J., Frost, G.T., Carpenter, M. & Nagell, K. 1997. The ontogeny of chimpanzee gestural signals: A comparison across groups and generations. *Evolution of Communication* 1, 223-259.
- Tomasello, M., Gust, D. & Frost, G.T. 1989. A Longitudinal Investigation of Gestural Communication in Young Chimpanzees. *Primates* 30, 35-50.
- Tomasello, M. & Zuberbühler, K. 2002. Primate Vocal and Gestural Communication. In: *The Cognitive Animal* (Ed. by Bekoff et al. ) MIT Press.
- van Hoof, J.A.R.A.M. 1967. The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. In: *Primate Ethology* (Ed. by D. Morris).
- Visalberghi, E. & Guidi, C. 1998. Play behaviour in young tufted capuchin monkeys. *Folia Primatol (Basel)* 69(6), 419-22.

- Wachtmeister, C.A. 2001. Display in Monogamous Pairs: a Review of Empirical Data and Evolutionary Explanations. *Animal Behaviour* 61, 861-868.
- Watson, D.M. & Croft, D.B. 1996. Age-related differences in playfighting strategies of captive male red-necked wallabies (*Macropus rufogriseus banksianus*). *Ethology* 102, 336-346.
- Wilson, S.C. & Kleiman, D.G. 1974. Eliciting Play: A Comparative Study. *Amer. Zool.* 14, 341-370.
- Zahavi, A. 1979. Ritualization and the evolution of movement signals. *Behaviour* 72, 77-81.
- Zucker, E.L. & Clarke, M.R. 1992. Developmental and comparative aspects of social play of mantled howling monkeys in Costa Rica. *Behaviour* 123.

## **9. DODATKY**

### **Ukázky lokality**



## Ukázky lokality

