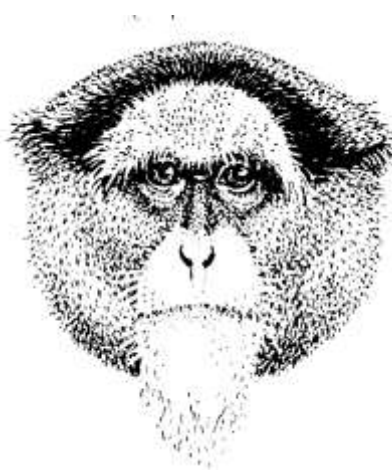


**Biologická fakulta
Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích
Katedra zoologie**



Herní etogram kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*)



Bakalářská práce

2002

Alena Kozlová

Vedoucí práce: Mgr. Stanislav Lhota

Kozlová A., 2002: Herní etogram kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*). [An ethogram of playful behavior in De Brazza's monkey (*Cercopithecus neglectus*). Bc Thesis, in Czech] – 64 pp.
Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

A play behavior of two groups De Brazza's monkey (*Cercopithecus neglectus*) in captivity was studied in two czech zoos: Plzeň, Ústí nad Labem. The main purpose of this thesis was to create an ethogram of playful behavior which is going to be used in next comparative studies of play behavior in guenons.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury.

Alena Kozlová

V Českých Budějovicích, dne 15.5. 2002

Děkuji svému školiteli Standovi Lhotovi, za trpělivost s vedením mé práce a za jeho cenné připomínky. A zároveň zato že mi odkryl tajemnou roušku primatologie a zároveň mi ukázal neskutečné obzory lidských možností.

Za umožnění pozorování a natáčení v zoo chci poděkovat řediteli Ing. Jiřímu Trávníčkovi, zooložce Dominice Vaňkové, PhD. (Zoo Plzeň) a ředitelce Ing. Zdeně Jeřábkové, zoologovi Mgr. Tomáši Krausovi (Zoo Ústí n. Labem). Za zapůjčení videokamery děkuji RNDr. Františku Sedláčkovi CSc., prof.RNDr. Pavlu Kindlmannovi, DrSc a Lukáši Vikovi.

Všem mým pomocníkům kameramanům chci poděkovat za trpělivost a materiál, čímž mi pomohli dokončit tuto práci. Ze všeho nejvíc chci poděkovat mým rodičům, kteří za mnou stáli za každé situace a neustále mi drželi palce.

OBSAH

| | |
|--|-----------|
| 1. ÚVOD..... | 3 |
| 1.1. HERNÍ CHOVÁNÍ: PŘEHLED LITERATURY..... | 3 |
| 1.1.1. <i>Definice hry</i> | 3 |
| 1.1.1.1. "Bezcílnost" a "nadbytečnost" hry..... | 3 |
| 1.1.1.2. Společné prvky s vážným chováním..... | 3 |
| 1.1.1.3. Znáhodnění sekvencí..... | 4 |
| 1.1.1.4. Uvolnění hierarchických vztahů a střídání rolí..... | 4 |
| 1.1.1.5. Sebehendikepování..... | 4 |
| 1.1.1.6. Herní signály..... | 4 |
| 1.1.2. <i>Typy hry</i> | 5 |
| 1.1.2.1. Explorace versus hra..... | 5 |
| 1.1.3. <i>Fylogenetický výskyt hry</i> | 5 |
| 1.1.4. <i>Hra v ontogenezi</i> | 5 |
| 1.1.5. <i>Funkce hry</i> | 6 |
| 1.1.5.1. Likvidace nadbytečných rezerv a udržování kondice..... | 7 |
| 1.1.5.2. Socializace..... | 7 |
| 1.1.5.3. Poznání vlastních schopností (self-assessment)..... | 7 |
| 1.1.5.4. Nácvik dovedností..... | 7 |
| 1.1.5.5. Trénink flexibility reakcí: příprava na nehody..... | 7 |
| 1.1.5.6. Vícefunkční charakter hry..... | 8 |
| 1.2. SEBEHENDIKEPOVÁNÍ VE HŘE..... | 8 |
| 1.2.1. <i>Vyrovnaní rozdílů mezi partnery ve hře</i> | 8 |
| 1.2.2. <i>Znáhodnění hry – trénink na nehody</i> | 9 |
| 1.2.3. <i>Sebehendikepování jako ritualizovaný herní signál</i> | 9 |
| 1.2.4. <i>Význam studia sebehendikepování pro posouzení funkce hry</i> | 11 |
| 1.3. KOČKODAN BRAZZŮV (CERCOPITHECUS NEGLECTUS)..... | 13 |
| 1.3.1. <i>Rod Cercopithecus</i> | 13 |
| 1.3.2. <i>Kočkodan Brazzův (Cercopithecus neglectus)</i> | 13 |
| 1.3.2.1. <i>Popis</i> | 13 |
| 1.3.2.2. <i>Potrava</i> | 13 |
| 1.3.2.3. <i>Kryptický způsob života</i> | 13 |
| 1.3.2.4. <i>Výskyt</i> | 14 |
| 1.4. SOUVISLOST HRY A CHARAKTERU LOKOMOCE..... | 14 |
| 1.4.1. <i>Obecné charakteristiky lokomoce u nonhumánních primátů</i> | 15 |
| 1.4.2. <i>Rozdíly v lokomoci u nonhumánních primátů</i> | 16 |
| 1.4.3. <i>Lokomoce u kočkodanů</i> | 16 |
| 1.4.3.1. <i>Lokomoce u stromových druhů</i> | 16 |
| 1.4.3.2. <i>Lokomoce u zemních druhů</i> | 16 |
| 2. METODIKA..... | 17 |
| 2.1. PLZEŇSKÁ SKUPINA..... | 17 |
| 2.2. ÚSTECKÁ SKUPINA..... | 18 |
| 2.3. VIDEOZÁZNAM..... | 18 |
| 2.4. TVORBA ETOGRAMU..... | 19 |

| | |
|--|-----------|
| 3. VÝSLEDKY..... | 20 |
| 4. DISKUZE..... | 37 |
| 4.1. POSTŘEHY VZTAHUJÍCÍ SE KE KRYPTICKÉMU ZPŮSOBU ŽIVOTA KOČKODANŮ BRAZZOVÝCH..... | 38 |
| 4.2. ROZDÍLY MEZI ZOOLOGICKÝMI ZAHRADAMI..... | 38 |
| 4.3. HRA U DOSPĚLÝCH JEDINCŮ..... | 38 |
| 4.4. STEREOTYPNÍ PROJEVY VE HŘE..... | 39 |
| 4.5. FORMY SEBEHENDIKEPOVÁNÍ VE HŘE..... | 39 |
| 4.5.1. <i>Znáhodnění lokomoce a posturálních projevů</i> | 39 |
| 4.5.1.1. Fyzicky náročné a složité pohyby | 40 |
| 4.5.1.2. Zvýšení rychlosti pohybu | 40 |
| 4.5.1.3. Ztížení prostorové orientace | 40 |
| 4.5.1.4. Dekoordinační pohybové projevy | 41 |
| 4.5.1.5. Volba substrátu | 41 |
| 4.5.2. <i>Vyrovnaní / znáhodnění poměru sil mezi partnery v sociální hře</i> | 41 |
| 4.5.2.1. Ztížení prostorové orientace | 41 |
| 4.5.2.2. Dekoordinační pohybové projevy | 42 |
| 4.5.2.3. Volba substrátu | 42 |
| 4.5.2.4. Užití jemnějších forem zápasu a zaujetí pasivní role | 42 |
| 4.5.2.5. Prezentace zranitelných částí těla | 42 |
| 4.5.2.6. Volba náročného herního partnera | 42 |
| 4.6. HERNÍ SIGNÁLY A RITUALIZACE..... | 43 |
| 4.6.1. <i>Hravý obličej</i> | 43 |
| 4.6.2. <i>Ritualizované sebehendikepující projevy</i> | 43 |
| 4.6.3. <i>Náznakové herní projevy</i> | 44 |
| 5. ZÁVĚR..... | 45 |
| 6. PŘEHLED LITERATURY..... | 45 |

1. Úvod

V této bakalářské práci se zabývám herním chování u kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*). Práce je součástí projektu, kterého se účastní i další studenti z BF JU v Českých Budějovicích (Richard Štochl, Stanislav Lhota) a PřF UK v Praze (Milada Petruš, Radek Trnka). Cílem celého projektu je testovat srovnávací metodou charakter a funkci tzv. sebehendikepujících projevů ve hře nonhumánních primátů. Poznání charakteru těchto velmi charakteristických herních projevů nám totiž může pomoci lépe pochopit funkci herního chování jako takového.

V úvodní části této práce shrnu dosavadní znalosti o hře u zvířat, dále představím souhrn vědění o samotném objektu zkoumání – kočkodanu Brazzovu a lokomoci u primátů. V dalších částech popíši cíle mé práce a metodiku. Dále představím své výsledky, které nakonec v diskuzi předběžně porovnáám s literaturou i s některými predikcemi našich nových hypotéz.

1.1. Herní chování: Přehled literatury

1.1.1. Definice hry

Ačkoliv studium herního chování u živočichů není nikterak opomíjená oblast a ačkoliv bylo vysloveno velké množství hypotéz o funkci hry, dosud neexistuje žádný jednotící směr. Samotná definice hry je problematická – a to i přesto, že různí pozorovatelé u zvířat obvykle spolehlivě hodnotí, zda určité chování hrou je nebo není (Špínka et al. 2001).

1.1.1.1. "Bezcílnost" a "nadbytečnost" hry

Nejčastěji bývá hra definována jako chování nevedoucí k nějakému konkrétnímu a bezprostřednímu cíli, čímž se dává do kontrastu s ostatním, tzv. vážným chováním (Loizos 1967; Fagen 1981; Smith 1982; Barber 1991).

V této souvislosti se o hře často mluví jako o tzv. nadbytečném chování, které se objevuje teprve tehdy, pokud příznivé podmínky prostředí dovolí vynaložit pro hru nadbytečnou energii. Tuto představu dokládají i studie na některých opicích, kdy ke hře nedochází v období sucha (dželady, *Theropithecus gelada*; Barret et al. 1992) anebo v tlupách žijících v chudých domovských okrscích (některé samčí tlupy hulmanů posvátných, *Semnopithecus entellus*, Sommer & Mendoza-Granados 1995). Stav fyziologické deprivace (hlad, strach, únava a stres) výrazně omezují případně úplně pozastavují herní chování (Loizos 1967; Baldwin & Baldwin 1974; Poirier & Smith 1974; Barret et al. 1992; Bekoff 2001; Špínka et al. 2001). Vzrůst četnosti herního chování může nastat i po relativně malé změně prostředí nebo při objevení nového stimulu (Barret et al. 1992; Špínka et al. 2001).

Ačkoliv se dříve předpokládala naprostá nezbytnost hry k dalšímu normálnímu vývoji zvířete (Loizos 1967), podle dalších studií je zřejmé, že řada zmiňovaných fyziologických a ekologických faktorů může herní chování omezit nebo zcela eliminovat, aniž by měla vliv na pozdější vývoj zvířete (Baldwin & Baldwin 1974).

1.1.1.2. Společné prvky s vážným chováním

Hra je dále charakteristická tím, že obsahuje náznaky vážného chování, které se objevují v jiné souvislosti, kde dosáhnou bezprostředního a konkrétního cíle (predace, agrese, sexuální chování, Loizos 1967; Smith 1982; Bekoff & Allen 1998; Bekoff 2001; Špínka et al. 2001). Přitom ale forma herního chování může být od svého protipólu ve vážném chování velmi

odchýlená – některé prvky mohou být pozměněny, zdůrazněny nebo naopak potlačeny či vynechány.

1.1.1.3. Znáhodnění sekvencí

Pro hru je velmi charakteristická také náhodná kombinace jednotlivých prvků. Přestože někteří autoři správně zdůrazňují, že je znáhodněný charakter hry často příliš hrubě zveličován a že ve hře lze dobře detekovat mnohé pravidelnosti v sekvencích (Chalmers 1984), oproti vážnému chování je hra stále velmi variabilní. Některé z těchto prvků mohou být opakovány častěji než jsou v běžném chování, nemusí být vůbec dokončeny a mohou se také rozpadnout na několik částí (Loizos 1967).

1.1.1.4. Uvolnění hierarchických vztahů a střídání rolí

Pro ty herní projevy, které mají své vážné protipóly v agonistickém chování (zápasení, honění) je dále charakteristické nejednoznačné dodržování hierarchických vztahů mezi jedinci, jejichž dominance ve vážném chování může být již pevně stanovená. Níže postavená zvířata mohou při hře zaujímat jak dominantní, tak i submisivní roli a role obou jedinců se mohou během jediné herní sekvence vícekrát vystřídat (Chalmers 1984).

1.1.1.5. Sebehendikepování

Dalšími typickými projevy, na jejichž základě lze hru blíže charakterizovat, je sebehendikepování, kterému se budu detailně věnovat v kapitole 1.2. Příkladem mohou být rychlé rotační pohyby hlavou, zavírání očí, použití nevhodného substrátu během hry či výběr partnera.

1.1.1.6. Herní signály

Vzhledem k velmi variabilnímu charakteru hry je potřeba, aby se ve hře objevily specifické herní signály (play signals – Loizos 1967; Špinka et al. 2001; play markers – Fagen 1981; Bekoff & Allen 1998), které na začátku hry fungují jako výzva ke hře nebo slouží k udržení herního naladění partnera. Také herní signály pak mohou i pozorovateli dále usnadnit poznání a definování hry. Tyto signály se typicky vyskytují během sociální hry, kdy se jí účastní více jedinců, zato se skoro nevyskytují během solitérní hry samotného zvířete, což bylo možné pozorovat také u skupin sledovaných kočkodanů.

Herní signály musí být velmi účinné, jednoznačné a snadno srozumitelné (Loizos 1967). Tak jako u jiných signálů se během jejich evoluce uplatňuje proces ritualizace, během kterého se charakteristickým způsobem mění jak forma projevu, tak i jeho motivace (viz kap. 1.2.3.).

Typickým příkladem herního signálu u primátů je hravý obličej (1.) (Loizos 1967; Fagen 1981; Smith 1982) nebo hravá úklona u psovitých šelem (Bekoff & Allen 1998; Bekoff 2001). Tyto signály se vyskytují převážně na začátku a během sociální herní interakce, zřejmě aby se zabránilo nedorozumění mezi partnery (Loizos 1967; Bekoff & Allen 1998).

Je zřejmé, že se nevyskytují náhodně během hry. Také forma těchto signálů je velmi stálá. Mnohem variabilnější je trvání výzvy ke hře než samotná forma a tato výzva je vždy méně variabilní na začátku než v průběhu hry. Pro tento fakt může existovat několik vysvětlení. První může být samotná únava, kdy je pozorováno hlavně u menších mláďat časté přerušování hry. Druhým typem vysvětlení může být skutečnost, že hra je velmi variabilní a divoká a výzva ke

hře během interakce je vysílána z mnoha různých postojů. Třetím vysvětlením je možnost, že zvíře už nemusí tolik komunikovat s partnerem jako na začátku interakce, kdy je největší pravděpodobnost desinformace (Bekoff & Allen 1998).

Zajímavým znakem herních signálů je, že jsou velmi často snadno srozumitelné i mezi různými druhy (Loizos 1967; Bekoff 2001; Špinka et al. 2001).

1.1.2. Typy hry

Herní chování živočichů lze podle řady autorů rozlišit na tři výrazné kategorie:

1. **Lokomoční hra** (zahrnující pohybové aktivity zvířete – běh, skoky, zavěšování, salta...)
2. **Hra s objektem** (zahrnuje manipulaci s neživými předměty)
3. **Sociální hra** (zahrnuje dva a více jedinců, kteří si spolu hrají)

(Loizos 1967; Fagen 1981; Smith 1982; Thompson 1998).

1.1.2.1. Explorace versus hra

S hrou je často spojován pojem explorace. Ta může být považována za vážný protiklad hry (Baldwin & Baldwin 1974; Špinka et al. 2001). Vyskytuje se však za odlišných emočních projevů zvířete. Zatímco hra je definována uvolněností a pocitem bezpečí, explorace je spíše spojená se strachem a očekávaným nebezpečím. U explorace se rovněž nevyskytují žádné sebehendikepující prvky. Explorace je však částečně spojena s hrou, ale liší se funkcí. Podle Špinky et al. (2001) je účelem explorace naučit se vyhnout nebezpečí, kdežto účelem hry je spíše naučit se, jak se z problému dostat.

1.1.3. Fylogenetický výskyt hry

Dalo by se předpokládat, že hra se bude vyskytovat spíše u živočichů s prodlouženou dobou nedospělosti, zajištěnou ochranou rodičů a větší délkou života (Smith 1982; Pellis & Iwaniuk 2000a). Studium různých druhů se ukazuje, že hra je všudypřítomná (avšak v různém rozsahu) u převážné většiny savců (s možnou výjimkou například ptakořitných, Burghardt 1998) a malé skupiny ptáků (Loizos 1967; Poirier & Smith 1974; Fagen 1981; Smith 1982; Bekoff & Allen 1998; Špinka et al. 2001). Existují i dobré doklady o hře u některých plazů, ryb a u bezobratlých živočichů (Burghardt 1998; Špinka et al. 2001).

Dále bylo zjištěno, že výskyt herního chování a jeho složitost roste s velikostí mozku vůči tělu resp. velikostí neocortexu (Poirier & Smith 1974; Fagen 1981; Bekoff & Allen 1998; Lewis 2000; Iwaniuk et al. 2001).

1.1.4. Hra v ontogenezi

Hra se u živočichů typicky objevuje v časně fázi života (ne hned po narození), poté její zastoupení velmi rychle roste, vytvoří krátkodobě trávající vrchol a pak postupně s věkem klesá. Ještě později se může vyskytnout několik osamocených a nevýrazných vrcholů hry, ale jinak se hra během dospělosti vyskytuje pouze velmi zřídka (Baldwin & Baldwin 1974; Poirier & Smith 1974; Fagen 1981; Smith 1982; Byers 1998).

Herní chování u dospělých zvířat je velmi řídko popisovaná záležitost. Je však zřejmě potřeba rozlišovat, zda dospělí do hry vstupují s mládětem či s dalším dospělým zvířetem. Hra se pak liší jak motivací, tak i strukturou. Hra je velmi časově a energeticky náročná činnost, což může

být rovněž jeden z důvodů, proč se hra nevyskytuje u dospělých. Podle Poiriera & Smithe (1974) a Paquette (1994) hra slouží jako prostředek k vytvoření sociálních vazeb mezi mláďaty. Rovněž v tomto případě bychom predikovali nižší výskyt hry u dospělých, protože tam už jsou veškeré sociální vazby vytvořené.

Studiem jednotlivých druhů primátů se ukazuje skutečnost, že nejméně zaznamenaných případů hry mezi dospělými zvířaty je u starosvětských opic. Oproti tomu největší četnost je u nočních poloopic (Pellis & Iwaniuk 2000b). Může to být tím, že většina starosvětských opic má pevně stanovené sociální uspořádání skupin a jedinci tráví většinu času ve společné skupině. Zato noční poloopice žijí většinou jako samotáři, kteří se setkávají s ostatními jedinci velmi zřídka. Tam, kde je u primátů z tohoto důvodu omezený přístup samce k samici, se u dospělých vyskytuje herní chování během námluv (Pellis & Iwaniuk 1999). Ačkoliv však námluvy mohou být jedním z hlavních faktorů určujících výskyt herního chování v dospělosti (Fagen 1981), ne všechno herní chování mezi dospělými lze tímto vysvětlit (Pellis & Iwaniuk 1999).

Mláďata u primátů si ke hře spíše vybírají stejně staré, věkově bližší a příbuzné partnery (Loizos 1967; Tartabini 1991; Špinka et al. 2001). Ke hře s dospělým zvířetem je mládě často donuceno vnějšími podmínkami (nedostatek partnerů – Zucker & Clarke 1992). Hru dospělého zvířete s mládětem nejčastěji začíná samo mládě (Fagen 1981). Pokud se hra mezi těmito nerovnými partnery vyskytne, je možné pozorovat několik zajímavých trendů. I když by se dalo očekávat, že dospělí samci se hry s mláďaty vůbec nebudou účastnit, Redican & Mitchell (1974) zjistili, že průměrná délka hry mláděte se samcem byla pětkrát delší než délka hry mláděte s matkou. Byl pozorován i rozdíl v intenzitě hry. Matka slouží mláděti spíše jako objekt dorážení a hry a poskytuje mu nezbytnou ochranu během hry (Tartabini 1991). Oproti tomu hra dospělého samce s mládětem byla mnohem intenzivnější a opěťovanější ze strany samce.

Během ontogeneze u primátů lze pozorovat maxima různých typů her typických pro určitou fázi věku (Baldwin & Baldwin 1974; Meier & Devanney 1974; Špinka et al. 2001). Je tu trend přechodu od lokomoční hry ke hře sociální (Loizos 1967).

S věkem se také začínají zvětšovat rozdíly ve hře mezi pohlavími (Poirier & Smith 1974; Tartabini 1991; Paquette 1994; Špinka et al. 2001). Je to zřejmě způsobeno rozdělením rolí v dospělosti. Samci se často v dospělosti zapojují do agonistických interakcí a možná kvůli tomu také hra samečků během dospívání nabývá na intenzitě a agresivitě (Tartabini 1991; Špinka et al. 2001). Oproti tomu mladé samičky se spíše uchylují k dospělým samicím a snaží si hrát s nově narozenými mláďaty (Tartabini 1991).

1.1.5. Funkce hry

Pokud by hra neměla žádný vliv na další život zvířete, proč tedy nějaké skupiny živočichů, např. šelmy nebo primáti, věnují hře tak velké množství času a energie (Loizos 1967; Curtin 1984)? Je zřejmé, že během hry u zvířat klesá pozornost a tím se zvyšuje pravděpodobnost útoku predátora, úrazu způsobeného partnerem nebo vinou prostředí (Smith 1982; Špinka et al. 2001). U druhů, kde hra tvoří významnou součást chování, by tedy měla mít nějaké důsledky převažující tyto negativní dopady. Je tedy možné, že výhody získané během hry v dětství se zúročí až během dalšího života (Loizos 1967; Poirier & Smith 1974; Symons 1974; Smith 1982; Fontaine 1994; Byers & Walker 1995; Byers 1998; Thompson 1998; Lewis 2000; Špinka et al. 2001).

Existuje velké množství hypotéz o funkci hravého chování. Různé hypotézy vysvětlují hru jako prostředek k vybití nadbytečné energie u mláďat živých a chráněných rodiči (Burghart 1998), součást ochrany mláďat vůči patogenům a chladu (Barber 1991), součást socializačního procesu (Poirier & Smith 1974), seznamování s vlastními schopnostmi (Thompson 1998), nácvik konkrétních dovedností (Byers & Walker 1995; Byers 1998) nebo trénink na nehody (Špinka et al. 2001).

1.1.5.1. Likvidace nadbytečných rezerv a udržování kondice

Hypotéza Barbera (1991) poukazuje na fakt, že mláďata savců nejsou během období nedospělosti výrazně omezena energií (ochrana a příjem potravy zajištěný rodiči). Zvířata získají výhody z hry tím, že rychlé pohyby těla jsou spojené s aktivací sympatického nervového systému. Tím se okamžitě zvýší metabolismus, což umožní zlepšit obranu proti zimě a obezitě a tím zvýšit odolnost proti patogenům. Výhody hry jsou tedy okamžité, ale nemají vliv na specifickou formu hry.

1.1.5.2. Socializace

Podle Poiriera & Smithe (1974) a Paquetta (1994) hra slouží jako prostředek k vytvoření sociálních vazeb mezi mláďaty. Zvířata během hry získají příležitost naučit se složité a komplexní chování dospělých zvířat, jako je např. tvorba dominance, začlenění jedinců do skupiny a zvládnutí sociální komunikace.

1.1.5.3. Poznání vlastních schopností (self-assessment)

Hypotéza sebehodnocení (Thompson 1998) umožňuje zvířeti během hry poznat své vlastní možnosti. Pro zvíře může být tedy velmi výhodné během hry poznat a ohodnotit své síly a bez rizika predace se naučit optimalizovat energetické výdaje. Zvířata si testují vlastní dovednosti neustálým opakováním lokomočních či sociálních projevů. Zároveň se zvíře může naučit odhadovat síly své a síly herních partnerů během hravých soubojů a tím se zdokonalovat. Výhody hry jsou tedy okamžité.

1.1.5.4. Návik dovedností

Hypotéza náviku konkrétních dovedností (Byers & Walker 1995; Byers 1998) pojednává o skutečnosti, že během krátkého vrcholu hry v dětství se ve stejnou dobu (tzv. senzitivní perioda) diferencují svalová vlákna a tvoří se specifické synapse u Purkyňových buněk. Tyto jevy jsou trvalé a spojené s věkem nedospělosti. To vede k velmi specifickému a trvalému neurofyziologickému efektu, kdy se během hry zdokonalují a procvičují projevy vážného chování.

Důvodem proč tomu tak je, může být fakt, že trénink fyzických schopností a dovedností během hry poskytuje nezbytný mechanismus pro výhody využití v dospělosti (Fagen 1981). Avšak Byers (1998) oponuje tím, že důsledky tréninku fyzických schopností nejsou trvalé a zmizí rychle poté, co trénink skončí.

Byers a Walker (1995) tedy vyslovili hypotézu vysvětlující výskyt hry převážně u nedospělých zvířat. Hra se podle něj vyskytuje v časově omezené senzitivní periodě, která se může podobat periodě vtištění u ptáků (Loizos 1967). Během této doby se zformují synapse Purkyňových buněk a rozliší se typy svalových vláken. Oba tyto jevy mají vztah k fyzickým dovednostem, jsou trvalé a probíhají v době maxima výskytu hry (Byers & Walker 1995; Byers 1998).

1.1.5.5. Trénink flexibility reakcí: příprava na nehody

Hypotéza tréninku na nehody (Špínka et al. 2001) popisuje skutečnost, že hlavní funkcí hry není návik dovedností, ale spíše by měla naučit zvíře zvládnout ztrátu emoční a pohybové kontroly. Největší pravděpodobnost nehody nebo úrazu je v raném věku zvířete, kdy se velmi rychle mění proporce těla a hlavně zvíře nemá dostatek vhodných zkušeností jak s prostředím, tak s ostatními členy skupiny.

Jiným vysvětlením může být fakt, že naprostá většina herního chování se vyskytuje v období výrazného tělního růstu (Loizos 1967; Špínka et al. 2001). Tyto změny mohou zhoršit schopnost zvířete zvládnout kontrolu pohybů

během pohybu. Hra v tomto období může tedy zvíře emocionálně připravit na nečekané situace a nehody spojené s atypickou polohou apod. (Špinka et al. 2001).

Ukazuje se, že druhy primátů žijící ve stabilním prostředí vykazují méně lokomoční hry než druhy žijící v nestabilním prostředí nebo pohybující se mezi různými typy prostředí (Loizos 1967; Fagen 1981; Fontaine 1994; Špinka et al. 2001). Může to být díky tréninku na nehody (kap. 1.2.2.), kdy se zvíře během hry naučí zvládat ztrátu emocionální a pohybové kontroly a možné nehody způsobené neprediktabilním prostředím (Špinka et al. 2001) nebo zvíře během hry může získat pružnost a pohyblivost nezbytnou pro pohyb v arboreálním prostředí (Fontaine 1994).

1.1.5.6. Vícefunkční charakter hry

Další hypotéza (Lhota, osobní sdělení) popisuje herní chování, které není jen nespecificky vícefunkční, ale co do funkce je výrazně strukturované. Herní repertoár daného druhu se skládá z různých projevů, které se svou funkcí liší. Přitom zastoupení různých funkčních projevů odpovídá jak pozdějšímu životnímu stylu daného druhu a pohlaví, tak i typu aktivity, od které je herní projev odvozen.

1.2. Sebehendikepování ve hře

Charakteristickým projevem hry je sebehendikepování (SH) (viz kap. 1.1.1.). Jak již bylo uvedeno, jde o heterogenní kategorii projevů, která může zahrnovat nejrůznější projevy počínaje rychlými rotačními pohyby hlavou a zavíráním očí, přes použití nevhodného substrátu během hry, vynechání hrubších (a tedy efektivnějších) prvků z hravého zápasení, až po výběr nepřiměřeně silného partnera. SH je zároveň hlavním námětem našeho projektu (vedeného Mgr. S. Lhotou), věnujícího se srovnávacímu studiu hry u antropoidních primátů. V této kapitole proto nejen detailněji shrnu dosavadní poznatky o SH projevech ve hře, ale zároveň i nastíním hlavní cíle naší další práce.

SH je různými autory interpretováno v zásadě trojím možným způsobem:

- a) jako projev, vyrovnávající poměr sil mezi různě starými partnery a tím udržující průběh hry
- b) jako projev znáhodňující herní sekvenci a tím přispívající k tréninku nečekaných situací
- c) jako ritualizovaný herní signál

1.2.1. Vyrovnání rozdílů mezi partnery ve hře

Jak navrhuji někteří autoři (Bekoff & Allen 1998; Pereira & Preiser 1998; Bekoff 2001), SH projevy mohou sloužit ke zmenšení rozdílů mezi hrajeícími si partnery.

Nejjednodušším příkladem může být vynechání některých hrubých (a tedy i efektivních) projevů z hravého zápasení. Tento jejich efekt byl doložen například při pozorování skupiny paviánů pláštikových (*Papio hamadryas*), u kterých nejen že starší juvenilní samci používali méně hrubých herních projevů, pokud jejich partnery byli mladší juvenilové, ale tento efekt byl navíc silnější, pokud nablízku nebyli dospělí samci, kteří by v případě přílišného vyhocení hry mohli zakročit. Zdá se, že sebehendikepování (zde ve formě omezení prvků

zápasivé hry na mírné prvky) může zajistit, že menší jedinec akceptuje výzvu ke hře a že ve hře setrvá bez ohledu na potenciální nebezpečí, které mu od jeho herního partnera hrozí (Pereira & Preiser 1998).

1.2.2. Znáhodnění hry – trénink na nehody

Alternativně, podle hypotézy tréninku na nehody Špinky et al. (2001), má sebehendikepování význam pro "trénink" zvířete, které se tak naučí motoricky i emocionálně zvládnout ztrátu pohybové kontroly a orientace. Zvíře tedy během hry záměrně používá sebehendikepující prvky, které ho evidentně znevýhodňují vůči ostatním partnerům a způsobují ztrátu orientace a pohybové kontroly.

SH projev, který může usnadnit trénink na nehody, může mít velmi různou podobu a je obtížné ho předem charakterizovat. Právě variabilita a nejednotnost těchto projevů je zřejmě jejich nejlepší charakteristikou. Čím více různých SH projevů se ve hře objevuje, čím neustálenější je jejich forma, čím nejednotnější je jejich efekt, a čím méně prediktabilní je jejich výskyt, tím je větší pravděpodobnost, že takové projevy vytvoří během hry řadu nečekaných situací, se kterými se zvíře bude muset vyrovnat.

1.2.3. Sebehendikepování jako ritualizovaný herní signál

Podle Lhoty (osobní sdělení) je však také důvod se domnívat, že SH projevy mohou hrát velmi zásadní roli v procesu evoluce herních signálů.

"Materiálem", ze kterého obecně během fylogeneze signály vznikají, mohou být například ukazatele chování (*clues*), podle kterých mohou jiní jedinci poznat motivaci jedince (zčervenání kůže, přeskokové pohyby) anebo projevy, které umožní ovlivnit chování jedince ještě před tím, než dojde k jakékoli jejich ritualizaci (např. otevření tlamy a krátký výpad druhého jedince zastraší a může se z něj proto snadno vyvinout ritualizovaná hrozba).

Podobně tak SH může vést k iniciaci a udržení průběhu hry, aniž by bylo ritualizovaným signálem. Jak již bylo řečeno, silnější zvíře se sebehendikepováním stává pro slabšího jedince méně nebezpečným a tedy i atraktivnějším herním partnerem (kap. 1.2.1.). To ovšem zároveň znamená, že řada SH projevů může během fylogeneze projít procesem ritualizace, během kterého se jeho význam posune. Mohou se stát herním signálem, jehož SH efekt může být výrazně nebo i zcela potlačen.

Zatímco je často spíše záležitost pozorovatelova úsudku, nakolik daný projev zvíře hendikepuje nebo nikoli, doložit na základě kvalitativního posouzení ritualizaci projevu je přece jen snazší. Již klasičtí etologové vypracovali detailní charakteristiky, podle kterých lze poznat ritualizovaný projev (Loizos 1967). Tyto charakteristiky nám pak mohou významně usnadnit úvahy o signální funkci jednotlivých sebehendikepujících projevů. Jde o následující znaky (upraveno podle Morrise (1956, citováno v Loizos 1967) a dále doplněno):

1. **Stereotypní forma a intenzita.** Pro správnou identifikaci projevu je výhodné, aby byl daný signál co nejjednotnější. Přestože nověji řada autorů poukazuje na to, že mnohé signály (tzv. graded signals, např. vokalizace nebo natékání anogenitální oblasti u říjných samic některých primátů; Nunn 1999) mohou mít účelně variabilní intenzitu (ta je totiž nositelem informace), pro celou řadu jiných signálů je stereotypizace velmi charakteristická.
2. **Potlačení nebo vynechání některých prvků původní sekvence.** Zjevně opět za účelem jednoznačné komunikační funkce je ritualizovaná signální sekvence oproti původnímu chování zjednodušená. Řada jejích původních prvků může být potlačena nebo zcela vypuštěna a zůstává pouze jeden nebo několik málo výrazných prvků.
3. **Zvýraznění (exaggeration) některých projevů, většinou jen jedné nebo několika málo částí původní sekvence.** Dalším projevem zvýšení jednoznačnosti signálu je zdůraznění, až "přehnané zveličení" některých prvků. Jak ukázala sociobiologie, toto zveličování signálů může mít ještě další důvod. V některých případech může být "čestným" signálem fyzické zdatnosti jedince (například vokalizace a tělesné postoje – imponování – při hrozbě nebo při námluvách)

4. **Opakování stejného prvku.** Tak jako zvýraznění prvku může i jeho opakování v dlouhé sérii vést jak ke zvýšení jednoznačnosti signálu, tak případně i k "čestné" signalizaci fyzické zdatnosti jedince.
5. **Zpomalení nebo naopak zrychlení celé sekvence a změna délky trvání některých prvků.** Změna tempa celé sekvence – ať již jde o zrychlení nebo o zpomalení – nebo změna délky trvání některých prvků – zkrácení i prodloužení - může napomoci jasněmu odlišení signálu od původního chování, které stále zůstává zachováno v repertoáru zvířete. Opět, v některých případech může navíc zvláště zrychlení projevu sloužit jako "čestný" signál fyzické kvality.
6. **Změny ve fyzické síle projevu.** Pohyb, který se původně vyznačoval fyzickou silou potřebnou k dosažení cíle, se stává pouze signálem, často optickým. Příkladem může být ritualizované kousnutí, úder, nebo kopulační pohyby.
7. **Odpoutání od původního motivačního kontextu** (nebo snížení spouštěcího prahu).
8. **Jde-li o projev pocházející z kontextu nesociálního kontextu, pak jeho spojení s kontextem sociálním.** Například přeskokové chování (škrábání, čištění srsti) nebo zívání, které získalo signální funkci, bude nejen že spojeno s přítomností partnera, ale může být dokonce vůči sociálnímu partnerovi aktivně směřováno.
9. **Poměrně chudý repertoár.** Čím méně signálů, tím snazší je – v určitých mezích – jim rozumět

Je však důležité zdůraznit, že některé z uvedených charakteristik mohou mít v případě herního chování specifický význam a nelze je jednoznačně považovat za projev ritualizace. Např. zvýraznění některého prvku sekvence může sloužit k lepšímu procvičení obzvláště obtížného pohybového projevu (např. v hravém zápasení hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*) nejvíce dominují ty prvky, které jsou nejvíce používány během skutečné agrese; Lhota osobní sdělení), zatímco změna v síle pohybů může (coby SH projev) usnadňovat nácvik zvládání nehod (Špinko et al. 2001).

Z uvedeného přehledu ovšem vyplývá, že řada projevů ritualizace eliminuje SH efekt signálů – ritualizací se často znáhodňující efekt projevu ztrácí. Jde pak tedy o "trading off", kdy daný SH projev může plnit buďto spíše jednu, nebo spíše druhou funkci. Tab. 1. ukazuje, že v některých bodech lze tyto dva typy SH projevů do jisté míry rozlišit.

| | Znáhodňující projev | Signální projev |
|--|--|------------------|
| Stereotypní forma a intenzita | ne | ano |
| Potlačení nebo vynechání některých prvků původní sekvence | ano, náhodné (jiné prvky v každé sekvenci) | ano, stereotypní |
| Zvýraznění některých projevů | ano | ano |
| Opakování stejného prvku | ne | ano |
| Zpomalení projevu nebo sekvence | ne | ano |
| Zrychlení projevu nebo sekvence | ano | ano |
| Změny ve fyzické síle projevu | ano | ano |
| Odpoutání od původního motivačního kontextu | ano | ano |
| Spojení projevu pocházejícího z kontextu nesociálního kontextu, s kontextem sociálním | spíše ne | ano |

| | | |
|--------------------------|-----------------|--|
| SH efekt | velmi různorodý | hendikep v souvislosti s agresivními projevy |
| Repertoár projevů | velmi bohatý | spíše chudý |

Tab 1. Rozdílný charakter SH projevů, plnicích znáhodňujících a signální funkci

1.2.4. Význam studia sebehendikepování pro posouzení funkce hry

Přestože někteří autoři mohou v SH vidět spíše jen dílčí projev, podle našeho názoru toto chování může významně napomoci osvětlení funkce hry jako takové.

V centru pozornosti našeho kolektivu jsou tři z hypotéz, snažících se vysvětlit funkci hry:

1. **Nácvik konkrétních dovedností** (kap. 1.1.5.4.)
2. **Trénink flexibility reakcí: příprava na nehody** (kap. 1.1.5.5.)
3. **Vícefunkční charakter hry** (kap. 1.1.5.6.)

První hypotéza pojednává o procvičování konkrétních dovedností (Byers & Walker 1995; Byers 1998) (viz kap. 1.1.5.4.). Hra by tedy pak měla mít pevnou strukturu. SH prvky jsou ritualizované a plní sociálně komunikační funkci.

Naproti tomu hypotéza tréninku na nehody (Špínka et al. 2001) (viz kap. 1.1.5.5.) zdůrazňuje znáhodněný charakter hry. Hra pak není kopií vážného chování dospělých a sebehendikepování plní funkci, která vyplývá z jeho názvu.

Podle další hypotézy (Lhota, osobní sdělení) (viz kap. 1.1.5.6.) herní chování není jen nespecificky vícefunkční, ale co do funkce je výrazně strukturované. Tím se odlišuje výskyt a význam SH prvků u lokomoční a sociální hry. Pokud se SH prvky vyskytují v sociální hře, mají komunikační funkci a tím by měly být ritualizované a jejich repertoár by měl být omezený a vyskytovat se v nižší frekvenci. Naopak u lokomoční hry by SH prvky měly plnit skutečně sebehendikepující funkci. SH prvky by měly být neritualizované, jejich repertoár bohatý a jejich frekvence vysoká.

Tomuto tématu se bude věnovat celá skupina studentů, zabývajících se herním chováním primátů: M. Petrů (PřF UK, školitel: RNDr. M. Špínka, CSc.), R. Trnka (kat. antropologie a genetiky člověka, PřF UK), R. Štochl (BF JU, školitel: Mgr. S. Lhota). Predikce, které budou testovány v jednotlivých pracích, shrnuje Tab. 2..

Mým úkolem bylo posoudit jednotlivé prvky etogramu kočkodanů Brazových, který jsem vytvořila, zda a jak by mohly některé prvky sebehendikepovat a zda se u nich objevují charakteristické projevy ritualizace nebo nikoli.

| | PREDIKCE HYPOTÉZ O FUNKCI HRY | | | Plánovaný test |
|---|---|---|--|---|
| | Trénink dovedností | Příprava na nehody | Smíšená funkce | |
| Sociální vs. Lokomoční hra | Sociální hra: pouze RSH X Lokomoční hra: žádné SH | Sociální i lokomoční hra: pouze NSH | Sociální hra: RSH i NSH X Lokomoční hra: pouze NSH | M. Petrů, terénní studie hulmanů posvátných (<i>Semnopithecus entellus</i>) |
| Sociálně vs. Soliterně žijící (a hrající si) druhy | Sociální druhy: pouze RSH X Soliterní druhy: žádné SH | Sociální i soliterní druhy: pouze NSH | Sociální druhy: RSH i NSH X Soliterní druhy: pouze NSH | R. Trnka, srovnávací studie orangutanů (<i>Pongo</i>) a ostatních velkých lidoopů (<i>Pan, Gorilla</i>) |
| Druhy využívající různě prediktabilní substrát | Pouze RSH, bez vztahu k charakteru substrátu | Pouze NSH, a to se vzrůstajícím zastoupením od terestrických přes semiterestrické až po arboreaální druhy | RSH i NSH, a to: -RSH, bez vztahu k charakteru substrátu - NSH se vyrůstajícím zastoupením od terestrických přes semiterestrické až po arboreaální druhy | A. Kozlová a R. Štochl, srovnávací studie kočkodanů (<i>Cercopithecus, Chlorocebus, Erythrocebus</i>) |

Tab. 2. Predikce hypotéz, zkoumajících funkci herního chování na základě posouzení SH projevů

SH - sebehendikepující projevy

RSH – ritualizované sebehendikepující projevy (herní signály)

NSH – neritualizované sebehendikepující projevy (projevy se znáhodňujícím efektem)

1.3. Kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus*)

1.3.1. Rod *Cercopithecus*

Podčeleď *Cercopithecinae* nyní čítá zhruba 45 druhů v 8 rodech (Bateman 1984). Rod *Cercopithecus* zahrnuje jedny z nejbarevnějších opic vůbec. Nejvýrazněji je většinou zbarven obličej. Naprostá většina kočkodanů jsou stromoví frugivoři. Skupiny se tvoří kolem samic, které jsou filopatrické. Samice většinou brání jeden samec, u některých druhů se během sezóny mohou připojovat další samci. Jakmile mladí samečkové dosáhnou dospělosti, opouští tlupu. Mnoho druhů se také často spojuje s ostatními primáty (mangabejové, guerézy a také další kočkodani). Výhodou asociace může být snadnější detekce predátorů nebo usnadnění vyhledání potravy (Bateman 1984; Rowe 1996).

1.3.2. Kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus*)

1.3.2.1. Popis

Jak již bylo dříve zmíněno, kočkodani jsou velmi pestře zbarvené opice. Ani kočkodan Brazzův není výjimkou. Zbarvení srsti je šedivé aguti s červenavě hnědými zády a černými končetinami a ocasem. Na stehně se nalézá bílý tenký proužek. Čelo je pokryté oranžovou srstí, která je nahoře orámovaná tenkým bílým proužkem a černým pásem. Okolí očí je černé, s čímž kontrastují bílá víčka (při zavřených očích). Čenich je bílý a přechází do stejně zbarveného dlouhého vousu. Zbarvení novorozených mláďat je jednobarevné – světle žlutohnědá srst, která silně kontrastuje s výrazným zbarvením dospělých zvířat. Během třetího měsíce se začne nahrazovat srstí, na které se již dají rozpoznat základní znaky zbarvení dospělých. Zbarvení dospělých získají mláďata ve věku kolem čtyř let (Bateman 1984).

Stejně jako u ostatních kočkodanů se samec liší velikostí od samice. Velikost samice se pohybuje kolem 464 mm (délka ocasu je 530 mm) a u samce 560 mm (ocas dosahuje délky 691 mm). Samice váží kolem 4,5 kg a u samců váha kolísá mezi 7 až 8 kg (Rowe 1996).

1.3.2.2. Potrava

Hlavní složku potravy tvoří ovoce a semena (74%), přičemž ji doplňují listy (7%) a členovci (5%). Občas si stravu doplňují další živočišnou složkou (plazi, housenky) (Oswald & Lockard 1980; Bateman 1984; Rowe 1996). S ubývajícím životním prostorem se stále častěji uchylují k devastování obilných políček místních obyvatel (Decker 1995; Rowe 1996).

1.3.2.3. Kryptický způsob života

Oproti většině ostatních kočkodanů se kočkodan Brazzův liší svým skrytým, kryptickým způsobem života. Literatura se zmiňuje o skutečnosti, že v případě nebezpečí dokáže kočkodan Brazzův čekat nehybně i několik hodin, než nebezpečí pomine (Kingdon 1974). To je jeden z důvodů, proč je kočkodan velmi málo studovaným druhem. Nápadní jsou už způsobem uspořádání skupiny, kdy jsou to skupiny spíše menší, rodinné (Oswald & Lockard 1980; Bateman 1984; Rowe 1996). Sociální struktura skupiny se popisuje jako fakultativní monogamie, což u primátů není příliš častý systém. Sociální uspořádání se také liší v jednotlivých oblastech tropické Afriky. Brennan (1985) popisuje monogamní sociální uspořádání v západní Africe. V některých oblastech se skupiny mohou skládat z jednoho samce a více samic. Počty jedinců se pak mohou pohybovat od dvou jedinců až po třicet

pět jedinců v jedné skupině. Toto zvětšování skupin může být důsledek zmenšování velikosti prostředí v důsledku působení člověka (Decker 1995). Tomuto způsobu života je přizpůsoben i způsob lokomoce kočkodana Brazzova. Je popisována jako kvadrupední chůze a velmi nápadný při pozorování je fakt, že dospělí jedinci při lokomoci téměř neskáčou (Rowe 1996). Jsou to denní živočichové využívající hlavně nižší stromové patro (do 5 metrů – 70%) nebo se pohybují po zemi. Jsou schopní i plavat (Rowe 1996).

V přírodě se u většiny ostatních kočkodanů literatura zmiňuje o časté asociaci s ostatními druhy primátů (viz výše). U kočkodana Brazzova existují pouze velmi vzácná pozorování této asociace (Brennan 1985; Decker 1995).

Také velmi zřejmá adaptace ke krypsí je využití pachové komunikace spíše než vokalizace. Na hrudi mají vytvořené sternální žlázy, které používají výrazně více samci než samice. Pachová komunikace v rámci dalších kočkodanů je zmiňována také u kočkodana Hamlynova (*Cercopithecus hamlyni*) a kočkodana Allenova (*Allenopithecus nigriviridis*) (Kingon 1974; Rowe 1996). Jsou to druhy využívající, podobně jako kočkodan Brazzův, nižší stromové patro. Případná vokalizace kočkodana Brazzova je charakteristická tím, že neobsahuje hluboké zvuky, které se v pralese snadno a daleko nesou, a tím by umožnily snadnější detekci pro predátora. Pokud se objeví predátor, zvířata velmi často ztuhnou (freezing) a poté se snaží potichu zmizet. Někdy samec demonstruje svou sílu třesením větví a štěkáním. Agonistické akce mezi jednotlivými samci kočkodana Brazzova byly pozorovány velmi zřídka (Oswald & Lockard 1980).

1.3.2.4. Výskyt

Kočkodan Brazzův obýval rozsáhlé oblasti centrální Afriky o zeměpisné délce 10°36' východně a 36°12' východně a zeměpisné šířky o rozsahu 7°26' severně a 11° jižně (Decker 1995). Tato oblast zahrnuje část Gabonu, Kamerunu, Středoafrické republiky, Zairu, Ugandy, Keňy, Etiopie a severní Angoly (Bateman 1984; Brennan 1985; Decker 1995; Rowe 1996).

Na těchto místech obývá primární a sekundární vlhké lesy – bažiny, bambusové a montánní lesy do výšky 2100 metrů (Brennan 1985; Decker 1995; Rowe 1996). Toto prostředí je charakteristické vysokou vrstvou opadu na zemi a množstvím lián a epifytů v lese (Brennan 1985; Decker 1995).

Současná velikost populace a stupeň ohrožení kočkodana Brazzova je ve většině zemí neznámá kvůli nedostatku soudobého mapování (Oswald & Lockard 1980; Decker 1995). Na většině míst je však ohrožován ztrátou přirozeného prostředí kvůli odlesňování a lovu (Brennan 1985).

1.4. Souvislost hry a charakteru lokomoce

Důvodem, proč jsme se (spolu s Richardem Štochlem a Stanislavem Lhotou) začali věnovat problému herního chování právě u kočkodanů (konkrétně u rodů *Cercopithecus*, *Chlorocebus* a *Erythrocebus*) je možnost testování některých predikcí odvozených od rozdílů v jejich charakteristických způsobech lokomoce. Lze totiž předpokládat, že složitost a náročnost pohybu v nesouvislém arboreálním prostředí se bude odrážet také v jiných typech chování, a to i ve hře.

Hra je mimo jiné charakterizována tím, že obsahuje prvky vážného chování a prvky sebehendikepující (viz kap. 1.2.). Pokud by platila hypotéza o hře jako tréninku zvládnání nehod (kap. 1.1.5.5.), pak by lokomoční hra by pak měla obsahovat sebehendikepující prvky se skutečně sebehendikepující (tj. znáhodňující) funkcí. Zvíře by se během hry mělo naučit, jak zvládnout ztrátu emocionální a pohybové kontroly. U stromových druhů, kde lze předpokládat větší riziko zranění v dospělosti během pohybu, by hra tedy měla obsahovat mnohem větší množství sebehendikepujících prvků a také její strukturální složitost by měla být větší než u druhů žijících v prediktabilnějším prostředí. Tedy množství sebehendikepujících prvků a strukturální složitost hry by podle naší hypotézy měla klesat od arboreálních příležitostně skákajících druhů (např. kočkodan Dianin, *Cercopithecus diana*, kočkodan diadémový, *Cercopithecus mitis*) přes arboreální neskákající (kočkodan Brazzův, *Cercopithecus*

neglectus) a semiterestrické (zelení kočkodani, rod *Chlorocebus*) formy, přičemž nejchudší repertoár by měly mít formy terestrické (kočkodan husarský, *Erythrocebus patas*).

V případě hypotézy o multifunkčnosti hry a o signalizační funkci některých "sebehendikepujících projevů (kap. 1.2.) by však tyto predikce neměly platit pro ty projevy, u kterých lze předpokládat signalizační funkci (např. ritualizované prvky). V případě hypotézy o hře jako tréninku pohybových vzorců (dovedností, kap. 1.1.5.4.) by zastoupení sebehendikepujících projevů nemělo s charakterem lokomoce souviset.

Herní chování u kočkodana Brazzova bylo studováno právě proto, že jde o druh, který zaujímá místo přechodného typu mezi stromovými a zemními druhy kočkodanů. Výsledky této práce budou dále použity v práci R. Štochla (BF JCU), který bude porovnávat herní chování u vybraných typů kočkodanů (*Cercopithecus*, *Chlorocebus*, *Erythrocebus*), čímž by se mělo pokrýt celé ekologické spektrum této skupiny primátů.

1.4.1. Obecné charakteristiky lokomoce u nonhumánních primátů

Z důvodů odkazu našich hypotéz na charakter lokomoce u druhů, jejichž herní repertoár studujeme, se v této práci budu krátce věnovat i obecnější problematice lokomoce.

Lokomoce u nonhumánních primátů je nejčastěji charakterizována jako kvadrupedie. Řada vědců se snaží popsat pohyb u primátů z mnoha hledisek (morfologických, biomechanických nebo z pohledu adaptivního chování). Díky studiu přízpusobení stavby končetiny zemnímu povrchu u starosvětských opic, je také možné získat představu o vývoji končetiny u člověka (Rose 1973). Z následujícího přehledu je jasné, že otázka lokomoce u primátů je velmi složitá a zdaleka nedořešená (Emmons & Gentry 1983; Cant 1992; Janson & Boinski 1992; Gebo & Chapman 1995; McGraw 1998).

Jedna věc je zřejmá: lokomoce primátů se od lokomoce ostatních savců výrazně liší. Jednou z hlavních charakteristik pohybu u primátů je způsob chůze nazývaný diagonální sekvence, kdy se končetiny střídají v tomto pořadí: levá zadní, pravá přední, pravá zadní, levá přední (přičemž končetiny umístěné na úhlopříčce se pohybují současně) (Rose 1973; Larson 1998). Tím se odlišují od ostatních savců, kteří používají při chůzi typ nazývaný laterální sekvence (levá zadní, levá přední, pravá zadní, pravá přední) (Meldrum 1991; Larson 1998).

U primátů existuje několik anatomických přízpusobení (zachovaná klíční kost, výrazné prodloužení končetin) k jejich typické lokomoci. Také u ostatních savců, šelem a kopytníků, lze pozorovat trend prodlužování končetin. V tomto případě se ale prodlužují distální části končetiny, zahrnující hlavě prsty. Tím se zvyšuje účinnost pohybu při běhu, ale naprosto se znemožňuje uchopovací schopnost končetiny. Oproti tomu se u primátů prodloužily proximální a intermediální části končetin a tím se uchopovací schopnost zachovala (Larson 1998). Podle její studie se ukazuje, že velmi podobné anatomické přízpusobení k pohybu v tomto prostředí vykazují např. i stromoví vačnatci, *Caluromys philander* a *Phalascolarctos cinereus*.

Přesné pokládání přední končetiny na substrát v nesouvislém arboreálním prostředí při přichycení bez použití drápů nebo při sběru potravy vyžaduje zvýšenou pohyblivost přední končetiny. V tomto prostředí však působí na končetinu velké množství protichůdných sil, proto se u primátů vyvinuly mechanismy, které těmto silám zabraňují. Jedny z nich jsou natažená končetina (Biewener 1989, 1990) a pomalá chůze. Ty zároveň umožnily prodloužit krok. Delší krok a pomalá chůze v arboreálním prostředí výrazně omezují rozhoupávání větví, které může být jak nebezpečné tak výrazně energeticky náročnější (Larson 1998). Dalším způsobem redukce protichůdných sil substrátu je přesunutí centra stability na zadní končetiny. Tam hraje svou roli také dlouhý a těžký ocas, který slouží jako stabilizační orgán. Přesunutí centra stability na zadní končetiny dále umožnilo uvolnění přední končetiny pro manipulaci a sběr potravy (Bateman 1984; Rowe 1996).

Hlavními pohybovými aktivitami u primátů je kvadrupední chůze, běh, skoky (*leaping* – odlišují se od typu *jumping* tím, že odraz je veden převážně ze zadních končetin, přičemž u druhů využívajících tento způsob pohybu,

je výrazný rozdíl v délce mezi předními a zadními končetinami; lze rozlišit několik fází skoku), bipední lokomoce a brachiace (Rose 1973; Bateman 1984; Larson 1998; Rowe 1996).

1.4.2. Rozdíly v lokomoci u nonhumánních primátů

U primátů lze také rozlišit typ postoje a kvadrupední lokomoce typické pro stromové a zemní primáty. Ten se liší také mezi novosvětskými a starosvětskými primáty (Meldrum 1991). Stromové novosvětské opice se pohybují na pokrčených končetinách a uchycují se dlouhým palcem a prodlouženými články prstů na úzkém substrátu. Oproti tomu kočkodanovití, ať typicky stromoví nebo semiterestriální, nevykazují stejné charakteristiky přizpůsobení stromovému prostředí jako novosvětské opice. Zemní druhy mají charakteristicky natažené končetiny během pohybu po relativně stabilním a souvislém substrátu, s menší schopností úchyty na vertikálním substrátu.

U všech cercopithecoidních opic je zadní končetina plantigrádní (dotykovou plochu se substrátem tvoří celé chodidlo) a plantigrádní přední končetina se vyskytuje u primárně stromových druhů (Bateman 1984; Gebo & Chapman 1995; McGraw 1998). Tyto druhy nejčastěji překonávají nesouvislou stromovou vrstvu skákáním (typ *leaping*). K tomu jsou přizpůsobeni výrazným prodloužením a zesílením zadních končetin, oproti předním končetinám.

1.4.3. Lokomoce u kočkodanů

Skupina kočkodanů je velmi široce ekologicky přizpůsobená různým typům substrátů. Končetina zůstává natažená i u čistě stromových zástupců kočkodanovitých.

1.4.3.1. Lokomoce u stromových druhů

Znakem přizpůsobení ke stromovému prostředí je, že všechny boční prsty zůstávají v kontaktu se substrátem do té doby, než podloží opustí také palec. Při bližším pozorování lze zjistit, že u čistě stromových druhů je z bočního pohledu vidět chodidlo. Oproti tomu u semiterestriálních je chodidlo umístěné kolmo k podloží a tím není z boku vidět. To ukazuje na rozdílný stupeň rotace boku, flexe kotníku a supinace u semiterestriálních druhů (př. *Cercopithecus neglectus*). Díky tomu je oproti čistě stromovým druhům u této skupiny omezen rozsah pohybu končetiny. Tím se podobají zemním druhům, u kterých byla pohyblivost kotníku obětována na úkor zlepšení stability a ekonomiky pohybu (Meldrum 1991).

1.4.3.2. Lokomoce u zemních druhů

U čistě zemních druhů vzniklo specializovanější omezení pohybu a flexibility končetiny. Oproti stromovým druhům, kde je hlavní osa končetiny mezi uchopovacím palcem a druhým prstem, osa končetiny u zemních druhů prochází třetím prstem. Také palec je u nich zakrnělý, protože není potřeba k uchycování. U zemních druhů je také možné pozorovat tendenci k prodloužení zápěstí a k digitigradii. Typická je digitigradie pro přední končetinu a existuje tendence přejímat digitigradii i pro zadní končetinu. Dále je pro druhy pohybující se převážně po zemi typické prodloužení přední končetiny (přičemž účinnou délku končetiny ještě zvětšuje vertikálně umístěná dlaň), ramena jsou pak výše než jejich boky (typické pro paviány). Menší kočkodan husarský (*Erythrocebus patas*, který nedosahuje tohoto uspořádání končetin, i když se pohybuje hlavně po zemi, využívá k rozhledu po okolí vzpřímený postoj (Bateman 1984). Ti, kteří se pohybují převážně na zemi (*Erythrocebus*, *Papio*, a některé druhy rodů *Macaca* a *Mandrillus*), vykazují řadu přizpůsobení ke krmení a pohybu po zemi. Typický během krmení je tripední postoj.

Existují i přechodné formy mezi čistě stromovými a čistě zemními druhy. Ve stromoví se chovají jako arboreální druhy, ale na zemi se spíše podobají zemním druhům (tripédie během krmení a digitigradie u některých druhů – *Chlorocebus aethiops*, *Cercocebus torquatus*) (Rose 1973).

2. Metodika

Sběr dat pro účely mé práce spočíval v pořízení videozáznamu kočkodanů Brazzových (*Cercopithecus neglectus*) v zoologických zahradách v Plzni a Ústí nad Labem.

2.1. Plzeňská skupina

Skupina kočkodanů Brazzových v Plzni se po dobu natáčení skládala z pěti jedinců: jednoho dospělého samce, jedné dospělé samice, jednoho subadultního samce, jednoho juvenilního samečka a jednoho mláděte. Dne 22.4. 2002 přibyla k uvedené skupině dospělá samice, která však zůstala od skupiny oddělená na dobu potřebnou k přivyknutí na nové prostředí. Do mého záznamu tedy nebyla zahrnuta.

| Jméno zvířete | Datum a místo narození | Rodiče | Klasifikace | Pohlaví |
|----------------------|--|---|--------------------|----------------|
| Ťulda | 1.1. 1980, SRN (orientační) (od 28.9.1981 v Plzni) | | dospělý | ♂ |
| Beruška | 8.2. 1997, Ústí n. Labem | | dospělý | ♀ |
| Tomík | 6.11. 1998, Plzeň | Mamka (*1980 SRN, +14.6.2001), Ťulda; uměle odchován | subadultní | ♂ |
| Míky (Vendy) | 4.9. 2000, Plzeň | Beruška, Ťulda | juvenilní | ♂ |
| Prcek | 26.10. 2001, Plzeň | Beruška, Ťulda | mládě | ♂ |

Opice Beruška, Míky a Prcek mají amputované ocasy. První z nich jen část, ale obě mláďata je mají zkrácené na jednu polovinu až jednu třetinu původní délky. Toto zkrácení ocasů bylo kvůli vznikajícím lézím, které měly nejasný původ. Existuje několik možností vzniku: 1. Promrznutí ocasu a následné poranění nebo 2. Agrese ze strany dospívajícího samce – Tomíka. Toto zkrácení ocasů u mláďat by mohlo mít vliv na další pohybové a herní schéma.

Další skutečnost, která by mohla mít vliv na sociální chování, je umělý odchov Tomíka.

Ubikace plzeňské skupiny se skládá z vnitřní klece a venkovního ostrůvku. Vnitřní klec je přizpůsobená potřebám těchto stromových kočkodanů, obsahuje přeložené větve a lana, která jsou častou součástí her mláďat. Venkovní ostrůvek je ohraničený vodním příkopem a poskytuje velkou možnost pohybu jak po zemi tak i po stromech. Dospělá zvířata se pohybují spíše po zemi, kde se krmí, ale mláďata využívají celé spektrum prostředí. Část ostrůvku je obklopená elektrickým ohradníkem, který by měl zabránit zvířatům dostat se k vodě. Avšak subadultní samec se ho naučil překonávat. Několikrát byl pozorován pád Míkyho do vody, ale vždy se dostal zpět na ostrůvek.

2.2. Ústecká skupina

Ústecká skupina kočkodanů Brazzových se skládala ze šesti jedinců: jednoho dospělého samce, dvou dospělých samic, jednoho subadultního samce a dvou subadultních samic.

| Číslo zvířete | Narození | Klasifikace | Pohlaví |
|---------------|----------|-------------|---------|
| 1. | 1993 | dospělý | ♂ |
| 2. | neznámé | dospělý | ♀ |
| 3. | 1991 | dospělý | ♀ |
| 4. | 1998 | subadultní | ♂ |
| 5. | 1998 | subadultní | ♀ |
| 6. | 1998 | subadultní | ♀ |

Tato skupina byla oproti plzeňské skupině věkově mnohem starší, což dokládá i míra hravého chování a množství natočeného materiálu. Také výběh nebo ubikaci oproti plzeňské skupině lze posoudit jako menší a méně inspirativní pro subadulty, i když se v ní nacházelo velké množství lan a příčných poliček, na kterých probíhala převážná většina her.

2.3. Videozáznam

Videozáznam byl pořízen videorekordérem SONY DCR – TRV 110E a DCR – TRV 730E na kazety Hi8 pro záznam na digitální videorekordér. Natáčení probíhalo ve dnech 20.10. 2001 – 20.11. 2001 a 4.3.2002 – 7.5. 2002 během návštěvních hodin zoo. Přes zimu bylo natáčení přerušeno kvůli nevhodným natáčecím podmínkám, protože obě ubikace nejsou během zimy běžně přístupné. Celkem bylo za tuto dobu pořízeno 25 hodin záznamu.

Pořízený videozáznam jsem poté sledovala, přičemž pro přesné posouzení bylo třeba použít zpomalený záznam. Hru jsem považovala za zahájenou, pokud bylo chování spojeno s alespoň jedním z obecných herních projevů v jediné souvislé sekvenci. Tyto obecné herní projevy zahrnují: hravý obličej (viz 1.), solitérní hravý obličej (viz 1.1), ofenzivní hravý obličej (viz 1.2), defenzivní hravý obličej (viz 1.3), hravý cval (viz 2.), zaklánění (viz 3.), zaklánění hlavy (viz 3.1), hravé sledování (viz 4.), hravé zavírání očí (viz 5.), cupování (viz 6.) či hravé převalování (viz 7.).

2.4. Tvorba etogramu

První fáze tvorby etogramu byla založena na rozlišení jednotlivých prvků a určení jejich důležitosti během hry. V této fázi se herní chování zdá komplexní a jednotné, proto je třeba se na začátku alespoň částečně seznámit s celkovým schématem chování (Lehner 1996). Proto jsem k pojmenování typických herních prvků a tvorbě jejich definic přikročila až po opakovaném a pečlivém shlédnutí 10 hodin záznamu.

Tyto prvky je možné pojmenovat dvěma způsoby: 1. Empirický popis (zahrnující popis chování v rámci částí těla a změny pohybu a postoje těla – př. odhalené zuby), 2. Funkční popis (zahrnující funkci chování – př. hravý obličej) (Lehner 1996). Ve svém etogramu jsem použila oba tyto popisy.

V etogramu jsem použila obvyklé základní rozdělení typů hry (viz kap. 1.1.2.). Dále jsem se snažila o logickou hierarchizaci jednotlivých prvků, kdy jsem spojila do skupin herní projevy, které se podobají motivací zvířete či projevem (př. stereotypy, demonstrační projevy,...) a snažila jsem se popsat charakteristické znaky těchto skupin projevů.

Při použití etogramu v praxi bude substrát zaznamenáván jako samostatná kategorie. Proto nebyly vytvořené herní projevy v závislosti na substrátu odlišovány, pokud se ovšem výrazně nelišily formou projevu či motivací zvířete během průběhu na různém substrátu. Pro standardizaci substrátu byly použity dva charakteristické pojmy – arboreální a terestrický substrát (viz 3.)

V etogramu jsou použity různé typy písem, které odlišují projevy podle množství vykazovaného projevu či charakteristiky. Kurzíva v názvu prvku označuje herní projevy pozorované méně než třikrát. Malé písmo (10b.) pro celý popis projevu zahrnuje projevy, které nejsou specifické pro hru nebo je sporné posoudit, zda jde o herní projev; jsou to však poměrně složité motorické úkony, často specifické pro nedospělá zvířata. Snahou při tvorbě etogramu bylo mít co nejméně herních projevů označených kurzívou, protože pak je teprve možné řádně posoudit význam a důležitost projevu ve hře.

Snažila jsem se získat co nejvíce publikovaných etogramů nonhumánních primátů. Herní prvky v nich obsažené jsem se snažila sjednotit s herními projevy v etogramu kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*). Většina těchto etogramů nicméně obsahuje seznam relativně komplexních typů chování, herních prvků je v nich zpravidla velmi málo. Dále jsem jako pomůcku použila herní etogram pro hulmany posvátné (*Semnopithecus entellus*) vytvořený M. Petřem (PřF UK Praha) pro účely její terénní studie.

Důležitou součástí této práce je digitální videoetogram, který jsem sestavila v programu Pinnacle 7. za účelem typizace všech etogramových položek, a který je k dispozici na CD.

3. Výsledky

HERNÍ ETOGRAM KOČKODANA BRAZZOVA (*Cercopithecus neglectus*) – OSNOVA:

OBECNÉ HERNÍ PROJEVY

1. **LOKOMOČNÍ HRA (*sensu lato*)**
 - 1.1. **LOKOMOČNÍ HERNÍ PROJEVY**
 - 1.1.1. **Testování substrátu**
 - 1.2. **POSTURÁLNÍ HERNÍ PROJEVY**
 - 1.2.1. **Vratký sed**
 - 1.3. **DEMONSTRAČNÍ PROJEVY VE HŘE**
 - 1.4. **HRAVÉ POHYBY HLAVOU**
 - 1.5. **ATYPICKÉ PROJEVY**
 - 1.5.1. **Stereotypy**
 - 1.5.2. **Unikátní nestereotypní projevy**
2. **HRA S PŘEDMĚTEM / MANIPULAČNÍ HRA**
 - 2.1. **OBECNÉ PROJEVY**
 - 2.2. **HRAVÉ SOUBOJE S PŘEDMĚTEM**
 - 2.2.1. **Hravé dorážení na předmět**
 - 2.2.2. **Hravé zápasení s předmětem**
 - 2.2.3. **Demostrační / provokující hra s předmětem**
 - 2.3. **EXPLORAČNÍ HRA**
 - 2.3.1. **Explorace chování předmětů**
3. **SOCIÁLNÍ HRA**
 - 3.1. **VÝZVA KE HŘE**
 - 3.2. **VLASTNÍ HRA**
 - 3.2.1. **Obecné projevy**
 - 3.2.2. **Jednostranná hra (play at)**
 - 3.2.2.1. **Jednostranná hra s reakcí jiného zvířete**
 - 3.2.3. **Provokace (teasing)**
 - 3.2.4. **Hravé naskakování**
 - 3.2.5. **Hravé souboje**
 - 3.2.5.1. **Hravé útoky**
 - 3.2.5.2. **Hravé šermování**
 - 3.2.5.3. **Hravé zápasení**
 - 3.2.5.3.1. **Rozdělení rolí při hravém zápasení**
 - 3.2.5.3.2. **Obranné taktiky**
 - 3.2.5.4. **Dorzální útok**
 - 3.2.5.5. **Hravá honička**
 - 3.3. **PŘERUŠENÍ / ODMÍTÁNÍ / UKONČENÍ HRY**

- Substrát – arboreální substrát – nestabilní a úzký substrát v ubikaci připomínající stromové patro (větve, poličky, lana,...)
 - terestrický substrát – stabilní a prostorný substrát v ubikaci napodobující zem
- Použité typy písem v etogramu
 - *kurzíva* (název prvku) – zahrnuje herní projevy pozorované méně než třikrát
 - malé písmo (10b.) (název, definice, poznámky) – zahrnuje projevy, které nejsou specifické pro hru nebo je sporné posoudit, zda jde o herní projev; jsou to však poměrně složité motorické úkony, často specifické pro nedospělá zvířata

Obecné herní projevy (Chování je definováno jako herní nebo hravé pokud se v sekvenci (*bout* – Altmann 1974) objeví alespoň jeden z obecných herních projevů)

1. Hravý obličej (play face – Dolhinow 1978)

Široce rozevřená ústa po několik sekund (mnohem déle než u agonistických projevů); na rozdíl od agonistických projevů může být spojován se zavíráním očí a kroucením hlavou

1.1 Solitérní hravý obličej

Hravý obličej mimo kontext hravých soubojů

objevuje se velmi zřídka (pozorován jako součást hravého převalování v situaci solitérní hry, ale v přítomnosti jiných zvířat)

1.2 Ofenzivní hravý obličej

Používán během hravých soubojů, oproti defenzivnímu hravému obličejí má variabilnější formu a intenzitu a typicky trvá výrazně déle

1.3 Defenzivní hravý obličej

Ústa jsou většinou otevřená pouze krátce, zvíře pozoruje útočící zvíře, nezavírá oči; podle kontextu ho lze charakterizovat jako defenzivní hrozbu během hravého zápasení, pokud partner vyhrotil útok

2. Hravý cval

Charakteristická hravě motivovaná lokomoce (viz def. 8.)

3. Zaklánění

Zvíře zakloní hlavu i trup, přičemž výrazně propne trup; může být spojeno s hravým obličejem a zavíráním očí, ale nikoli s grimasou (výraz obličejí, kdy koutky úst směřují dolů a odhalují přítom zuby; Oswald & Lockard 1980)

3.1 Zaklánění hlavy

Zvíře během záklonu zaklání hlavu, a to do strany nebo dozadu, zakloněnou hlavu může také otáčet

4. Hravé sledování

Zvíře, často ve spojení s dalšími herními projevy, s výrazným zájmem sleduje potyčku, hru, či jinou interakci ve skupině. Jeho pohyby jsou neklidné a trhavé, takže na pozorovatele působí roztěkaným a nikoli soustředěným dojmem. Zároveň však nejeví žádné známky úzkosti a stresu.

5. Hravé zavírání očí

Zvíře zavírá oči, až na několik sekund, viditelně déle než při prostém mrkání (Oproti zavírání očí při odpočinku se liší tím, že při hře je zvíře během hravého zavírání očí pohybově aktivní)

6. Cupování

Def. viz 39.

7. Hravé převalování

Zvíře se během hry pokládá na záda a odhaluje obnažené břicho, nebo se může převalovat přes bok, záda či břicho; i bez přítomnosti herního partnera

1. LOKOMOČNÍ HRA (*sensu lato*) (zahrnuje lokomoční herní projevy a některé posturální projevy s předpokládanou herní funkcí)

1.1. LOKOMOČNÍ HERNÍ PROJEVY (zahrnuje herní projevy, při kterých se zvíře pohybuje z jednoho místa na jiné, zvlášť jsme vyčlenili pouze demonstrativní projevy, pohybové a specifické, zřejmě tradicí přenášené projevy)

- | | | |
|-----------------------------------|--|--|
| 8. Hravý cval | Charakteristická lokomoce hravě motivovaná; běh, při němž jsou přední končetiny po odrazu hozeny do stran, poté dopadnou zpět na linii, na kterou dopadají končetiny při běžném pohybu | |
| 9. Bipední chůze | Zvíře se postaví jen na zadní končetiny a pak se snaží udržet rovnováhu a udělat několik kroků jen po zadních končetinách (v každé fázi pohybu se dotýká substrátu) Nemá žádné specifické herní projevy | je sporné, zda jde skutečně o herní projev. Pozorována jen ojedinelé, pouze u nedospělých zvířat |
| 10. Přemet | Zvíře se zadními končetinami odrazí od země a přes stoj na ruku je přehodí ve vzduchu přes hlavu, předními končetinami je neustále v kontaktu se substrátem | |
| 11. Salto | Jako přemet, ale země se v jedné fázi nedotýká ani zadními ani předními končetinami | může být použito i jako součást hravého zápasení |
| 12. Brachiace | Zvíře se během hry pohybuje po arboreálním substrátu zavěšeno pouze za přední končetiny Nemá žádné specifické herní projevy a je obtížné rozhodnout, kdy jde skutečně o herní projev. | |
| 13. Kvadrupední ručkování | Zvíře se pohybuje postupným pokládáním všech čtyř končetin v závěsu na arboreálním substrátu | |
| 14. Modifikovaná brachiace | Zvíře ručkuje a nohama se však přitom přidržuje arboreálního substrátu (váhu těla nesou ruce) Nemá žádné specifické herní projevy a je obtížné rozhodnout, kdy jde skutečně o herní projev. | |
| 15. Dopad do skluzu | Zvíře, které doskočí na terestriální substrát, dopadne na zem do skluzu a až nakonec skončí na břiše či na boku | |
| 16. Sklouzávání | Zvíře slézá ze stromu či nějakého vertikálního substrátu tak, že ruce jsou neustále v kontaktu se substrátem a přitom se zvíře sklouzává dolů (jako hasič po tyči) Nemá žádné specifické herní projevy a je obtížné | |

rozhodnout, kdy jde skutečně o herní projev.

**17. Naskoky
na "římky"**

Hravě motivované zvíře se snaží naskočit na drobný výčnělek, na kterém je obtížné se udržet, a co nejdéle na něm vydržet

významná složka honičky a solitérní lokomoční hry (časté i v podobě rep. loc. pattern); zřejmě nácvik doskoku

**18. Naskoky
na "stěnu"**

Zvíře se snaží naskočit na stěnu či jiný kolmý substrát, kde není žádný zjevný úchyt, při doskoku na stěnu se zvíře otočí přibližně o 180° a skočí zpět na výchozí místo odrazu nebo dopadne na jiné příhodné místo

**19. Naskoky
na "koncové větve"**

Zvíře se snaží skočit, zachytit se a nějakou dobu vydržet na úzkém, nestabilním a vertikálně umístěném substrátu (př. koncové větve, lana, ...), charakteristické tím, že se při dopadu zvířete prudce rozhoupou

20. Salto mortale

Zvíře při hře padá dolů po zádech z arboreálního substrátu, ve vzduchu se otočí břichem dolů tak, že dopadne na obě přední končetiny současně a potom dopadnou zadní

21. Otočky

(při slézání zvířete) zvíře dopadne na obě přední končetiny současně a pevně se chytí substrátu, poté se pustí zadní končetiny, které dopadnou společně na níže umístěný substrát než jsou nyní přední (jakoby přemet) a pevně se chytí a zvíře se opět přehoupne (může se několikrát opakovat)
Nemá žádné specifické herní projevy a je obtížné rozhodnout, kdy jde skutečně o herní projev.

22. Šplhání

Zvíře se pohybuje postupným pokládáním všech čtyř končetin na vertikálním arboreálním substrátu
Nemá žádné specifické herní projevy a je obtížné rozhodnout, kdy jde skutečně o herní projev.

**22.1 Šplhání
obouruč**

Zvíře se přidržuje předními končetinami a zadními (oběma zároveň) se posunuje nahoru
Nemá žádné specifické herní projevy a je obtížné rozhodnout, kdy jde skutečně o herní projev.

| | | |
|--|---|---|
| 23. Vyběhnutí po kolmé stěně | Zvíře se odrazí a skočí na kolmý substrát (stěna,...), který vyběhne bez pomoci úchytů pouze vlastní silou odrazu | |
| 24. Opakované pohybové schéma (repeted locomotory pattern) | Zvíře opakovaně zdolává stejnou překážku stejným způsobem v relativně krátkých intervalech přerušovaných krátce jiným chováním (na pozorovatele působí tak, že v tu chvíli je to naprosto převažující typ chování); může jít o lokomoční projevy různých typů | možné opakování v mnohem menší míře i v dalších dnech |
| 24.1 Po nehodě | Zvíře několikrát po sobě opakuje stejnou dráhu nebo zkouší stejný prvek, při kterém zvíře potkala nehoda | pozorováno ve třech případech |
| 25. Lokomoční hra s předmětem | Zvíře věnující se jiné hře, lokomoční nebo sociální, přenáší předmět, který nemá souvislost s hrou; zvíře předmět nijak výrazně nepozoruje či s ním nemanipuluje; může jít o lokomoční projevy různých typů | |

1.1.1. Testování substrátu (zvíře se opatrným nebo naopak i hrubým pohybem a zkoumáním snaží zjistit charakteristické vlastnosti substrátu, po kterém se zvíře pohybuje)

| | |
|--|--|
| 26. Pérování větví | Zvíře stojí na všech čtyřech končetinách a opatrným až hrubým pohybem celého těla nahoru a dolů (pérováním) se snaží odhadnout vlastnosti substrátu, po kterém se zvíře pohybuje (většinou je to pružný arboreální substrát) |
| 27. Exploračně-demonstrační skoky | Demonstrační skoky (Def viz 36.) s pozorovatelnou explorační komponentou. Zvíře sleduje reakci substrátu během skoku a po doskoku. |

1.2. POSTURÁLNÍ HERNÍ PROJEVY (zahrnuje statické prvky hry, typické tím, že se zvíře při nich snaží zaujmout neobvyklou a nestabilní pozici, ve které se snaží chvíli vydržet)

| | |
|--|---|
| 28. Bipední postoj | Zvíře zaujme nestabilní postoj jen na zadních končetinách a snaží se v něm chvíli vydržet. Nemá žádné specifické herní projevy a je obtížné rozhodnout, kdy jde skutečně o herní projev. |
| 29. Modifikovaný bipední postoj | Zvíře stojí na zadních končetinách, ale přidržuje se přitom předními končetinami substrátu. Nemá žádné specifické herní projevy a je obtížné rozhodnout, kdy jde skutečně o herní projev. |
| 30. Modifikovaná stojka | Zvíře při hře stojí na předních končetinách, ale zadními končetinami se přidržuje výše položeného substrátu |
| 31. Hravé visy | Velmi variabilní skupina, kde jednotlivé prvky mohou na sebe plynule navazovat |
| 31.1 Vis za přední končetiny | Zvíře visí za přední končetiny (jen za jednu nebo obě) |

31.2 Vis za zadní končetiny Zvíře visí hlavou dolů za zadní končetiny (jen za jednu nebo obě)

31.3 Vis za všechny končetiny Zvíře visí za tři nebo za všechny čtyři končetiny

32. Hravé převalování Def viz 7

1.2.1. Vratký sed (zvíře si sedá či se snaží udržet na nestabilním a vratkém substrátu)

33. Balancování Zvíře se snaží udržet na vratkém substrátu, výrazně udržuje rovnovážnou polohu balancováním celého těla; nemá žádné specifické herní projevy

34. Sezení na vratkém substrátu Zvíře si sedá na vratký substrát (kam by si dospělý, hravě nemotivovaný jedinec pravděpodobně nesedl), pouze drobné udržování rovnováhy, které je dobře vidět na pohybech ocasu; nemá žádné specifické herní projevy

1.3. DEMONSTRAČNÍ PROJEVY VE HŘE (zahrnuje prvky hry, které připomínají demonstraci dospělých, hravě nemotivovaných zvířat)

35. Hravé třesení větví Hravě motivované zvíře (viz obecné herní projevy) stojí nebo je v podřepu, při pohybu se ze země zvednou přední končetiny současně, zadní se narovnají, ale po celou dobu zůstávají na zemi, poté přední opět společně dopadnou na zem (sekvence se několikrát opakuje) může probíhat i na pevném substrátu

36. Demonstrační skoky Hravě motivované zvíře (viz obecné herní projevy) skáče na vratkém a hlučném substrátu a zřejmě se snaží vydávat přitom co největší hluk, součástí může být explorační složka, kdy zvíře po každém skoku může sledovat reakci substrátu přechod demonstrativních skoků do bipedního poskakování (zřejmě vznik stereotypu)

37. Hravé zachycení předmětu Def. viz 54.

38. Provokace náskokem Def. viz 79.

1.4. HRAVÉ POHYBY HLAVOU (zahrnuje všechny pohyby hlavou, prováděné během hry zvířete, které mohou ztěžovat jeho orientaci a vizuální percepci během pohybu)

39. Cupování Zvíře při hře pohybuje prudce hlavou ze strany na stranu (podobné jako u psů, když trhají pantofle), v tlamě nedrží předmět či tělo partnera

40. Trhnutí hlavou Hravě motivované zvíře jde nebo stojí, poté se prudce zvedne na zadní a trhne silně hlavou do strany, čímž otočí celým tělem (přibližně o 180°)

41. Zaklánění /zaklánění hlavy Def. viz 3., 3.1.

1.5. ATYPICKÉ POHYBY

1.5.1. Stereotypy (projevy, odpovídající svým charakterem získaným pohybovým stereotypům a objevující se v kontextu herního chování)

42. Bipední poskakování Zvíře během hry stojí jen na zadních končetinách a přitom se přidržuje substrátu ve výšce prsou, poskoky na zadních jsou velmi intenzivní a sekvence zahrnuje několik poskoků pozorováno pouze u jednoho subadulta v zoo Ústí n. L.

43. Rotace Hravě motivované zvíře stojí na všech čtyřech a točí se několikrát za sebou do kruhu (rychlý pohyb, který na pozorovatele působí nepřírozně) pozorováno u subadulta v zoo Plzeň

1.5.2. Unikátní nestereotypní projevy (tato kategorie zahrnuje veškeré unikátní herní projevy, které se nedají charakterizovat jiným projevem z etogramu; charakteristický tím, že jeden a ten samý prvek se neustále opakuje a to pouze u jednoho jedince nebo u jedné skupiny (možný kulturní přenos), nelze generalizovat pro všechny jedince)

44. Zamotávání do provazu Zvíře se zamotává do provazu a pak se z něj následně snaží osvobodit

2. HRA S PŘEDMĚTEM / MANIPULAČNÍ HRA

2.1. OBECNÉ PROJEVY (zahrnuje herní projevy, objevující se v různých typech hry s předmětem)

45. **Hravá manipulace s vlastním tělem** Zvíře si hraje s částí vlastního těla (ocas, nohy, ruce), nepříliš častá součást různých typů hry
46. **Hravé přenášení předmětu** Zvíře, hrající si s předmětem, si tento předmět neustále prohlíží, manipuluje s ním a přitom ho během pohybu přenáší (rozdíl oproti lokomoční hře s předmětem (def. viz 25.) je ten, že tady zvíře jeví zájem o předmět bezprostředně před, během a po přenášení)
47. **Cupování předmětu** Zvíře, držící v tlamě předmět, s ním během hry pohybuje prudce hlavou ze strany na stranu (podobné jako u psů, když trhají pantofle)

2.2. HRAVÉ SOUBOJE S PŘEDMĚTEM (vzhledově připomíná hravé souboje ze sociální hry, přičemž se mohou kombinovat s obecnými herními projevy (obdobným herním signálům), zkoumáním (explorací) nebo demonstrací)

2.2.1. Hravé dorážení na předmět (formou připomíná hravé dorážení či šermování při sociální hře)

48. **Hravé dorážení na předmět** Zvíře doráží na předmět rukou, přitom se může neustále k předmětu přibližovat a oddalovat skoky či nějakým jiným způsobem

2.2.2. Hravé zápasení s předmětem (formou připomíná hravé zápasení při sociální hře)

49. **Hravé poskoky před předmětem** Def. viz 66. (lze splést s demonstračními skoky – 35.; hravé poskoky zvířete jsou mířeny přímo na předmět a zvíře předmět sleduje, kdežto demonstrační skoky nemusí být mířeny na předmět či substrát a zvíře je nemusí sledovat)
50. **Tahání předmětu** Zvíře chytá předmět, který zřejmě nahrazuje herního partnera a snaží se s ním pohnout a odtáhnout ho
51. **Kousání předmětu** Zvíře do předmětu kouše
52. **Cupování předmětu** Def. viz 47.
53. **Odstrkávání** Def. viz 101. (herního partnera nahrazuje předmět a

předmětu chodidly vůči němu zřejmě zvíře využívá této obranné taktiky)

2.2.3. Demonstrační / provokující hra s předmětem (formou připomíná hrou provokaci)

- 54. Demonstrační / provokující hra s předmětem** Zvíře během hry s předmětem napodobuje provokaci ze sociální hry (3.2.3.), tato hra může zahrnovat krátké zachycování předmětu, plácání, krátké držení či nesení předmětu
- 55. Provokující zachycení předmětu** Zvíře krátce zachycuje předmět, vůči kterému vykazuje charakteristické projevy provokace (3.2.3.)

2.3. EXPLORAČNÍ HRA S PŘEDMĚTEM (jako hra s předmětem, ale zvíře navíc vykazuje explorativní projevy tj. zaměřené sledování (watch) nebo jiné projevy ("pokukování"-check, čichání-sniff, dotýkání-touch, jemné kousání-mouth, lízání-lick, viz Dolhinow 1978) opakovaně a z různých stran; nebo mísení s projevy úzkosti (grimasas), je-li si pozorovatel jistý, že projevy úzkosti souvisí s předmětem)

- 56. Zkoumání** Explorační hra zvířete je omezená pouze na prohlížení, maximálně kousání, ale zvíře s tímto předmětem nemanipuluje

2.3.1. Explorace chování předmětů (zvíře opakovanou opatrnou manipulací snaží zjistit charakteristické vlastnosti předmětů umístěných v ubikaci, ať volných či připevněných; zvíře je evidentně nervózní a při sebemenší nečekané reakci předmětu polekaně uteče)

- 57. Posunování** Zvíře se snaží posunout či pohnout s těžkým či objemným předmětem
- 58. Ohýbání** Zvíře se snaží předmět, který zkoumá ohnout či dokonce zlomit
- může tak testovat pevnost a pružnost substrátu

3. SOCIÁLNÍ HRA (zahrnuje hru dvou a více zvířat, kteří si spolu hrají, přičemž hra může obsahovat a kombinovat herní projevy předchozích typů her)

3.1. VÝZVA KE HŘE (zahrnuje různé projevy související s iniciací hry, invite play – Dolhinow 1978; play initiation – Thierry et al. 2000)

| | | |
|---|---|--|
| 59. Obecná výzva ke hře | Jedno zvíře projevuje vůči druhému, které si nehraje nebo hraje samo či s někým jiným, alespoň jeden z následujících projevů: hravý dotyk, hravé dorážení, hravý obličej, zavírání očí, zaklánění či zaklánění hlavy namířené z blízkosti proti zvířeti | |
| 60. Výzva prezentací (Baldwin & Baldwin 1974) | Hravě motivované zvíře je otočené zády nebo bokem a přistupuje k druhému zvířeti pozpátku, hlavu má většinou nasunutou mezi předními končetinami nebo vedle končetin, ale vždy tak, že temeno hlavy směřuje k zemi (dívá se obráceně) a sleduje přítom druhé zvíře (formou odpovídá prezentaci v kontextu agonistického, usmiřovacího a pseudosexuálního chování) | pozorované u hry menšího mláděte vůči staršímu, často dospělému zvířeti; zřejmě odvozené od prezentace |
| 61. Výzva svalením se | Zvíře se v přítomnosti partnera samo svalí na záda, čímž odhalí břicho pro případný útok partnera; v některých případech může hra začít ještě před svalením nebo nemusí přímo dojít ke svalení (pouze náznakové svalení) | pozorované u staršího či silnějšího z partnerů |
| 62. Hrubá výzva | Zvíře se snaží hrubě vyzývat partnera ke hře: kousáním, taháním za srst,... | zřejmě proto, že partner je úplně netečný k výzvě |
| 63. Výzva hravým cvalem | Def. viz 105. | |
| 64. Prezentace týlu | Zvíře zaujme příkřený postoj a nastavuje týl do těsného dosahu zubů druhého zvířete | zřejmě pouze dílčí součást komplexnější sekvence výzvy ke hře často pouze dílčí součást komplexnější sekvence výzvy ke hře |
| 65. Hravý dotyk (play touch –Dolhinow 1978; play contact – Thierry et al. 2000; play grab – Oswald & Lockard 1980) | Hravě naladěné zvíře se dotkne rukou jiné opice | |
| 66. Kličkování odrazy | Def. viz 106. | |
| 67. Hravé poskoky před | Hravě motivované zvíře poskakuje na všech čtyřech na jednom místě nebo s malým přesunem a přitom sleduje druhé zvíře | často pouze dílčí součást komplexnější sekvence výzvy ke hře |

3.2. VLASTNÍ HRA

3.2.1. Obecné projevy (objevují se jako součást různých uváděných typů sociální hry)

| | | |
|--|---|---|
| 68. Jemné kousání (zahrnuto v mouth - Dolhinow 1978) | Zvíře kouše partnera a z partnerovi reakce je jasné, že mu tím zvíře neubližuje | není to prvek specifický jen pro hru (nedefinuje herní chování) |
| 69. Cupování partnera | Zvíře během hry pohybuje prudce hlavou ze strany na stranu a přitom drží v ústech část těla partnera (podobné jako u psů, když trhají pantofle) | |
| 70. Hravé převalování | Def. viz 7. | |

3.2.2. Jednostranná hra (play at – Dolhinow 1978) (zahrnuje herní projevy mláděte, které si hraje na jiném jedinci, který nevykazuje herní projevy. Jednostranné herní projevy souborového charakteru (hravé vyčkávání, viz 88. a hravé napadení, viz 89.) jsou však řazeny k herním soubojům.)

| | |
|-------------------------|--|
| 71. Šplh po těle | Mládě hravě šplhá po těle, může být jemné kousání, přičemž druhá opice je bez herních projevů |
| 72. Posed | Mládě se zřejmou hravou intencí sedí na jiném zvířeti, nešplhá po něm, přičemž druhé zvíře je bez herních projevů |
| 73. Hravý náskok | Hravě motivované mládě doskočí na jiné zvíře a bezprostředně pokračuje dál v lokomoci (rozdíl oproti provokaci (<i>teasingu</i> – viz 3.2.3.) je ten, že zvíře je uvolněné, nemusí pozorovat zvíře, na které doskočilo) |

3.2.2.1. Jednostranná hra s reakcí jiného zvířete (zvíře, na němž si mládě hraje, do hry zasahuje, avšak hra zůstává výrazně asymetrická, stále jí lze označit za jednostrannou)

| | |
|---|---|
| 74. Hravá podpora | Dospělá opice dělá hravé projevy, např. hravý dotyk, nastavení částí těla |
| 75. Bránění (play at deterrence – Dolhinow 1978) | Dospělé zvíře aktivně brání mláděti, aby si na něm hrálo |

3.2.3. Provokace (teasing – Thierry et al. 2000) (zahrnuje prvky hry, kterými jedno zvíře provokuje jiné zvíře (většinou dospělé), jež není herně motivováno; provokující zvíře může jevit známky napětí (grimasa, neustálé sledování druhého zvířete)

| | |
|-------------------------------|---|
| 76. Provokace dorážení | Def. viz 86. (formou se podobá hravému dorážení, liší se však tím, že toto dorážení je pouze jednostranné a přitom se tu vyskytují prvky typické pro provokaci (viz 3.2.3.) |
|-------------------------------|---|

| | |
|-------------------------------|---|
| 77. Provokace dotykem | Def. viz 65. (zvíře se letmo dotýká provokovaného zvířete, ale může zahrnovat i zachytávání srsti či těla provokovaného zvířete a přitom se tu vyskytují prvky typické pro provokaci. Zahrnuje např. tahání za ocas, srst, nebo jinou část těla. Provokující zvíře má při dotyku sevřenou dlaň a skutečně drží danou část těla) |
| 78. Provokace poskoky | Def. viz 67. (formou připomíná hravé poskoky a přitom se tu vyskytují prvky typické pro provokaci – viz 3.2.3.) |
| 79. Provokace náskokem | Provokující zvíře skočí na druhé zvíře a na něm se obzvláště silně odrazí, pak může zůstat poblíž provokovaného zvířete a pozorovat ho |
| 80. Odkopávání | Zvíře se zapře o substrát předními končetinami a zadními končetinami kopne do poblíž sedícího provokovaného zvířete |
| 81. Odstrkování | Zvíře stojí či sedí a předními končetinami se snaží odtlačit provokované zvíře |
| 82. Zírání | Zvíře se snaží dívat provokovanému zvířeti zblízka přímo do očí, to však může uhýbat a tak ho provokující zvíře může obcházet či přeskakovat za účelem udržení vizuálního spojení |
| 83. Hravá honička | Def. viz 3.2.5.5., honěné zvíře však projevuje známky nervozity a není herně vyladěno |

3.2.4. Hravé naskakování (představuje herní obdobu sexuálního a pseudosexuálního chování)

| | |
|---|--|
| 84. Hravé naskakování (zahrnuto v mount; Dolhinow 1978) | Zvíře zaujímá polohu jako při kopulaci či jako v kontextu agonistického a usmiřovacího chování se zřejmou hravou intencí |
| 85. Hravé naskakování s kopulačními pohyby | Zvíře zaujímá polohu (viz 84.), avšak navíc ukazuje pelvické kopulační pohyby |

3.2.5. Hravé souboje (představují herní obdobu kontaktní a vyostřené agrese)

3.2.5.1. Hravé útoky (představují herní obdobu počátečních fází vyostřených agonistických interakcí)

| | |
|---------------------------|---|
| 86. Hravé dorážení | Zvířata s herním vyladěním naskakují proti sobě, přední končetiny mají napřažené, ale nešermují rukama (viz. 91.) anebo jen ojedinele |
| 87. Rotační | Zvířata na sebe doráží (viz 86.) a přitom se pohybují rotace je důsledkem |

| | | |
|--|---|--|
| dorážení | po kruhové dráze | série uhýbání jednoho z partnerů do strany a pokračujícího útoku druhého partnera |
| 88. Hravé vyčkávání | Zvíře se přiblíží se zřejmou hravou intencí k jinému zvířeti, které odmítá hru nebo není herně naladěno (to však o příchozím zvířeti ví), vyčkává u něj tak dlouho, až druhé zvíře ztratí pozornost, a pak na něj zezadu hravě zaútočí | ve většině případů potom následuje hravé zápasení |
| 89. Hravé napadení | Zvíře se zřejmou hravou intencí se náhle z velké vzdálenosti přiblíží ke zvířeti, které o příchozím neví, a prudce mu zaútočí na záda či ho povalí | často následuje hravé zápasení nebo honička; hra začíná nečekaně, bez obvyklé výzvy ke hře (viz def.59.) |
| 90. Pán hradu | Jedno ze zvířat je na vyvýšeném místě nebo může viset hlavou dolů a druhé je pod ním a snaží se jakýmkoliv způsobem (hravým dorážením, náskoky na "římsy", šermováním, strháváním,...) dostat na toto vyvýšené místo | |
| 3.2.5.2. Hravé šermování (představují herní obdobu frontálního šermování rukama v mírně vyostřených agonistických interakcích) | | |
| 91. Hravé šermování | Hravě motivovaná zvířata stojí či poskakují proti sobě většinou ve vzpřímeném postoji (často v bipedním postoji) a šermují se rukama, nedrží se za zbytek těla (v pokročilé fázi může šermování plynule přejít v hravé zápasení, tzn. že se během šermování může objevit i držení za srst či kousání) | |
| 91.1. Rotační šermování | Zvířata se během šermování pohybují po kruhu | rotace je důsledkem série uhýbání jednoho z partnerů do strany a pokračujícího útoku druhého partnera |
| 3.2.5.3. Hravé zápasení (wrestle play – Dolhinow 1978; wrestle – Thierry et al. 2000; play grapple – Oswald & Lockard 1980) (herní obdoba nejvyostřenější formy agonistických střetů; zvířata se vzájemně drží a snaží se jedna druhou jemně kousnout a přitom nebýt sama kousnuta – mouthing (Dolhinow, 1978); intenzita zápasení je velmi různá a zároveň kontinuální – při sběru dat by se tato intenzita hodnotila plynulou škálou) | | |
| 92. Rotační zápasení | Zvířata proti sobě stojí či sedí a vzájemně se přitom drží za srst na krku či hlavě a poté se společně začnou rychle točit do kruhu a jeden druhého se snaží povalit na bok | rotace je důsledkem série uhýbání jednoho z partnerů do strany a pokračujícího útoku druhého partnera |

- 93. Zápasení vsedě** Zvířata většinou proti sobě sedí, drží se za srst na těle a vzájemně se snaží útočit tomu druhému na krk, ramena či paže
(rozdíl oproti bodu 92. je v tom, že tady zvířata pouze proti sobě sedí a nesnaží se jeden druhého strhnout)
- 94. Zápasení vleže** V pozdější fázi zápasení se většinou jedno ze zvířat pokládá na záda a druhé zvíře, které nad ním stojí, se snaží útočit na břicho a třísla ležícího zvířete
- 95. Směřování na záda** Jedno ze zvířat se aktivními přeskoky snaží druhé zvíře přeskočit a dostat se do výhodné polohy za záda druhého zvířete (zvíře ani zuby ani rukama na útočící zvíře nedosáhne), poté co se tam zvíře dostane, pevně chytí a zároveň se zakousne druhému zvířeti do zad, většinou se pak oba svalí na bok; chycené zvíře se snaží z tohoto sevření vyprostit a otočit se čelem k útočícímu zvířeti

3.2.5.3.1. Rozdělení rolí při hravém zápasení (zahrnuje spíše “stylistické” než konkrétní projevové charakteristiky hravých soubojů; rozdělení rolí se může měnit během jednoho zápasu)

- 96. Obrana-útok** Zvíře aktivně útočí (zpočátku na krk, přední končetiny, pak postupuje přes břicho až k tříslům), většinou stojí nad ležícím zvířetem, snaží se zaútočit náhle z jiné strany (aktivní přeskoky nebo přemety přes ležící zvíře); bránící se zvíře se snaží odrážet útoky vedené na spodinu těla kopáním chodidly dolních končetin nebo chycením hlavy útočícího zvířete rukama a odtáhnout ji
- 96.1 Aktivní obrana-útok** Zvíře se aktivně brání kousáním či odstrkováním chodidly aktivní obranu zaujímá typicky zvíře, které je menší a fyzicky slabší
- 96.2 Pasivní obrana-útok** Zvíře se pouze pasivně brání, pouze zřídka využívá obranných taktik pasivní obranu zaujímá typicky zvíře, které je větší a fyzicky zdatnější
- 97. Střídání rolí** Rozpoznatelné rozdělení rolí na útočící a bránící se zvíře, role se během hry střídají
- 98. Rovnoměrné rozdělení rolí** Obě zvířata na sebe evidentně útočí, nelze poznat, které zvíře útočí a které se brání
- 99. Překročení hranice hry přechodem k vážné agresi** **Def. viz 117.3.**

3.2.5.3.2. Obranné taktiky (zahrnuje dílčí projevy, které jsou součástí hravého zápasení)

- 100. Odtážení hlavy** Zvíře se během zápasení chytá druhé zvíře za hlavu či srst na hlavě či krku a snaží se odtáhnout jeho hlavu s odhalenými zuby z dosahu kousnutí
- 101. Odstrkování chodidla** Obranná taktika většinou používaná ležícím zvířetem, které se snaží strkat svá chodidla na tělo či hlavu útočícího zvířete, a tím je oddálit, když se snaží bránit si nejčastěji břicho
- 102. Skrčenec** Brání se zvíře neopětuje zápasení, postoj těla je skrčený, který má útočícímu zvířeti být co nejnepřístupnější a brání se zvíře se aktivně uzavírá hře a může snažit uniknout
- 103. Salto** Def. viz 11. (zvíře ho použije při rychlém úniku, kdy se před útočícím zvířetem vymrští a dopadne na nečekaném místě (pro útočnicka) a může využít této doby dezorientace útočnicka buď k útěku nebo k útoku

3.2.5.4. Dorzální útok (představuje herní obdobu dorzálního útoku ve finální fázi agonistických interakcí)

- 104. Dorzální útok** Pokud jedno zvíře ustupuje (neopětuje výzvu ke hře či ukončuje hru), druhé tak může získat výhodu a může zaútočit na záda, což je relativně výhodné místo, protože napadené zvíře se tak nemůže bránit u hulmanů posvátných je to častá součást jak hry, tak i vážné agrese (Lhota osobní sdělení)

3.2.5.5. Hravá honička (chase play – Dolhinow 1978; play chase – Thierry et al. 2000, Oswald & Lockard 1980) (jedna opice hravě honí druhou, lokomoce - běh nebo skoky, někdy alespoň přechodně i hravý cval)

- 105. Výzva hravým cvalem** Zvíře se snaží vyzývat partnera tím, že kolem něj proběhne hravým cvalem a neustále se ohlíží
- 106. Kličkování odrazy** Zvířata během honičky skáčou na stěnu (případně kmen, větev, ...) a několikrát po sobě se odráží a rychle mění směr, na stěně se neuchycují
- 107. Hravý úprk** Rychlé honění, kdy se honěné zvíře především snaží utéct (strukturálně vypadá tak, že po postupném dopadu obou předních končetin se společně odráží obě zadní končetiny, které poté i společně dopadnou hluboko mezi položené přední končetiny pozorované u honěného mladšího zvířete starším
- 108. Volná honička** Běh obou zvířat je mnohem pomalejší, honěné zvíře se může opakovaně ohlížet, běh může přejít na hravý cval (viz def.8.) pozorováno u honěného staršího zvířete mladším (honěné zvíře se zřejmě snaží zpomalováním a udržováním vizuálního kontaktu

- 109. Honička s kontaktem** Zvíře, které honí, se dotkne rukama jiné opice nebo na ni doskočí, může mít také podobu prudkého sražení honěného zvířete
- 110. Změna rolí při honičce** Opice, která byla honěna, začne honit tu první, aniž by se jedna z nich zastavila (pozorovatel ji hodnotí jako nečekanou)
- 111. Strhávání** Při náskoku honěného zvířete na "římsu" (def. viz 17.), "stěnu" (def. viz 18.) či "koncové větve" (def. viz 19.) se ho zvíře, které ho honí, snaží jakýmkoliv způsobem shodit

3.3. PŘERUŠENÍ / ODMÍTÁNÍ / UKONČENÍ HRY

- 112. Náhlé přerušení hry** Obě zvířata náhle přeruší hru, sedí vedle sebe a nápadně se rozhlíží (pro pozorovatele není žádný zřejmý důvod pro přerušení hry – nečekaný hluk, ...)
- 113. Ignorace výzvy** (refuse play – Dolhinow 1978) Zvíře, které bylo vyzváno ke hře, se do interakce nezapojí (nehraje si, hraje si samo či s někým jiným)
- 114. Agresivní odmítnutí hry** Jako odmítnutí hry (refuse play), ale spojeno aspoň s jedním z následujících agonist. projevů zvířete, které odmítá hru : hrozba obličejem (face threat), hrozba rukou (hand threat), útok rukou (hand attack), viz Dolhinow (1978)
- 115. Podřízené odmítnutí hry** Vyzývané zvíře odmítá hru některým z těchto projevů či jejich kombinací: prezentace, krčení se či uhýbání druhému zvířeti
- 116. Ztráta zájmu o hru** Jedno ze zvířat bez zjevného podnětu ukončí hru a odejde (departure)

117. Překročení hranice hry

- 117.1 Útokem** Jedno z hrajících si zvířat přežene svůj útok a druhé uteče
- 117.2 Obranou** Jedno z hrajících si zvířat přežene svůj útok a nato brání se zvíře reaguje obranou či nějakým dalším signálem a útočící zvíře se poté stáhne

117.3 Přejít k vážné agresi

Hravé zápasení může přejít do vážné agrese

časté u subadultů

118. Zakročení

Jedincům ve hře zabráni jiné zvíře ze skupiny (nejčastěji dospělé zvíře), buď agresivními projevy, nebo pouze příchodem či přiblížením se, načež jeden nebo i všichni herní partneři přeruší hru

| | | |
|-------------------------------|---|---|
| 119. Vyrůšení | Na vyrůšení (nečekáný zvuk, poplach ve skupině, ...) během hry reagují zvířata jejím ukončením | |
| 120. Vyhledání ochrany | Jedno z hrajících si zvířat se záměrně přiblíží (vyhledá ochranu) k jinému (nejčastěji dospělému) zvířeti, kam se za ním druhé zvíře nepřiblíží | pozorováno u mláděte v zoo Plzeň, kdy si subadult netroufl do blízkosti dospělého |

4. Diskuze

4.1. Postřehy vztahující se ke kryptickému způsobu života kočkodanů Brazzových

Úkolem mé práce bylo vytvoření herního etogramu kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*). Od přizpůsobení ke kryptickému způsobu života se také odvíjí veškerý vzorec chování dospělých zvířat. Při sledování skupin kočkodanů Brazzových (*Cercopithecus neglectus*) v zajetí, je chování dospělců velmi neaktivní, bez zjevných známek agrese. Stejně jako Oswald & Lockard (1980), i já jsem pozorovala velmi řídké projevy dominance či agonistického chování mezi jedinci v obou skupinách. Tyto pozorované projevy jsou velmi mírné a nejčastěji to je grimasa (výraz obličejů při kterém zvíře mírně odhaluje zuby; rozdíl od hravého obličejů, kdy mají ústa tvar O), zírání (zvíře zaměřeně sleduje objekt hrozby a přitom povytahuje světle zbarvená víčka) či změnu postoje z kvadrupedního na bipední (Oswald & Lockard 1980). Velmi řídko jsem také pozorovala samotné čištění, které podle některých autorů slouží k udržování sociální dominance a dobrých vztahů ve skupině.

Přizpůsobením ke kryptickému způsobu života je také omezení zvukové komunikace a přechod k pachové komunikaci. Jediná vokalizace zaznamenaná během pozorování přímo v zoo byla během mé návštěvy vnitřní ubikace, kdy zvířata byla silně rozrušená. Žádná další vokalizace nebyla zaznamenána ani natočena. U plzeňské skupiny jsem pozorovala pachové značení pouze u Mikyho, kdy evidentně čichal k místu, poté co se tam několikrát otřel hrudníkem. Další pachové značení jsem pozorovala u staré samice v Ústí.

4.2. Rozdíly mezi zoologickými zahradami

Zaznamenané herní chování z naprosté většiny pocházelo z Plzně. Bylo to zřejmě věkovým složením skupiny, kdy v Plzni jsou tři mláďata a dvě dospělá zvířata a v Ústí jsou tři subadulti a zbytek skupiny tvoří plně dospělá zvířata.

4.3. Hra u dospělých jedinců

Během hry u plzeňské skupiny bylo možné pozorovat několik herních interakcí mezi dospělým samcem a mládětem. Pozorovala jsem stejné vlastnosti hry jako Redican & Mitchell (1974). Hra dospělého samce s mládětem byla mnohem intenzivnější a samec se během hry nakonec velmi často ocitl v sebehendikepující poloze na zádech. Při tom iniciátorem těchto her byl vždy Miky (prostřední mládě), nikdy ne dospělý samec. Ukončení těchto her inicioval převážně sám dospělý samec tím, že odešel. Starší mládě se těchto her nikdy neúčastnilo, protože se už nacházelo na pokraji dospělosti a bylo možné pozorovat rostoucí napětí mezi ním a oběma dospělými zvířaty. Také nejmenší mládě se ještě do těchto her nezapojovalo, protože bylo zcela nesamostatné a stále pod ochranou matky. Oproti tomu hra nejmenšího mláděte s matkou nebyla pozorovaná, i když mládě s matkou trávil naprostou většinu času. Pokud se nejmladší mládě odvážílo od matky, často se k ní vracelo, ale nikdy si s ní nehrálo.

Velmi málo jsem pozorovala jednostrannou hru, kdy si mládě hraje na samici či jiném zvířeti ze skupiny. Tato hra by mohla nahrazovat lokomoční hru na arboreálním substrátu, zvláště u malých mláďat, která se ještě příliš nevzdalují od matky. Je patrný výrazný rozdíl oproti mláďatům hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*), kdy ve hře malých mláďat vyloženě převažuje hra na ostatních zvířatech skupiny (osobní pozorování). Mohlo by to být způsobeno

pozdějšímu kryptickému způsobu života, kdy lokomoce dospělých kočkodanů Brazzových je pomalá bez skoků, kdežto u hulmanů zjevně převažuje aktivní způsob lokomoce s výraznými skoky.

4.4. Stereotypní projevy ve hře

Během hry bylo možné pozorovat několik stereotypů. Jsou to často opakované a relativně neměnné sekvence pohybů, které na pozorovatele působí velmi nepřírodně a zvířeti nepřináší žádný užitek (Fraser 1990). Nejčastějším typem stereotypů jsou ty, které vznikly modifikací normálního chování. Pro pozorované stereotypy bylo typické, že je provádělo pouze jedno zvíře ze skupiny, toto chování se tedy zřejmě nepřenáší imitací mezi jedinci ve skupině. Stereotypy mohou vznikat jak v přírodě, tak v umělých podmínkách chovu (Fraser 1990). Nejčastěji pozorované jsou v zoologických zahradách, kde ukazují na problém nedostatečného vybavení ubikací a zabavení zvířat (Fraser 1990). To se pak snaží najít jiný zdroj činnosti a pokud se tento stereotyp zafixuje, zvíře se ho už většinou nezbaví. Dalo by se předpokládat, že tam kde skupina bude umístěná v chudším prostředí, tam ve skupině bude větší zastoupení stereotypů. Zahrnula jsem tam tedy chování velmi atypická a nepřírodná. To by podporoval fakt, že v Ústí, kde měla skupina menší šanci výběhu a chudší prostředí oproti plzeňské skupině, se v mnohem větší míře vyskytoval stereotyp – bipední poskakování (viz 42.). Pozorovala jsem zjevný přechod projevu z demonstračních skoků zvířete, při explorační hře, do bipedního poskakování, což by mohlo naznačovat na možný vznik tohoto stereotypu z demonstračních skoků. U plzeňské skupiny resp. u Tomíka byly sice pozorovány dva stereotypy (rotace – viz etogram 43.; akrobat (zvíře si jednou rukou drželo ocas a a přitom mělo nohu položenou na rameni a v tomto "divném" postoji vydrželo přes dvě minuty; podle tohoto projevu bych usuzovala na vznik stereotypu z možného škrábání – nebyl zahrnut do mého etogramu, protože nevykazoval jakékoliv herní projevy), ale v mnohem menším zastoupení než u ústeckého jedince. Oba tyto stereotypy jsem pozorovala pouze u Tomíka. Je to možná tím, že toto zvíře bylo uměle odchováno, což se zřejmě odrazilo na jeho dalším vývoji.

4.5. Formy sebehendikepování ve hře

Sebehendikepování je v centru našeho zájmu o hru u primátů, proto mu budu i v diskusi věnovat více místa. Mé závěry jsou pouze výsledkem úvah, nepokoušela jsem se o jakékoli kvantitativní testy, které by byly časově nepřiměřeně náročné. V následujících kapitolách shrnu obecnější závěry o tom, jakým způsobem mohou herní projevy jedince hendikepovat.

4.5.1. Znáhodnění lokomoce a posturálních projevů

Tyto projevy by měly naučit zvíře jak emocionálně zvládnout ztrátu pohybové kontroly a orientace. Zvíře tedy během hry záměrně používá sebehendikepující prvky, které ho evidentně znevýhodňují vůči ostatním partnerům a způsobují ztrátu orientace a pohybové kontroly.

4.5.1.1. Fyzicky náročné a složité pohyby

Do této kategorie bychom mohli zařadit například: bipední chůze (viz 9.), přemet (viz 10.), salto (viz 11.), brachiace (viz 12.), kvadrupední ručkování (viz 13.), modifikovaná brachiace (viz 14.), dopad do skluzu (viz 15.), sklouzávání (viz 16.), hravé visy (viz 31.), náskoky na "římsy" (viz 17.), salto mortale (viz 20.), šplhání (viz 22.), bipední postoj (viz 28.), modifikovaný bipední postoj (viz 29.) a modifikovaná stojka (viz 30.).

Jde o poměrně složité motorické úkony, často vyžadující rovněž značnou fyzickou sílu. Některé z nich jsou specifické pro nedospělá zvířata. Při častějším výskytu během hry mohou zvíře, které je provádí, znevýhodňovat. Zahrnují projevy, které nejsou specifické pro hru a v některých případech je sporné posoudit, zda vůbec jde o skutečně herní projevy.

Tyto prvky mohou složit k nácviku některých zcela konkrétních, méně obvyklých způsobů lokomoce, zároveň však mohou lokomoci při hře ztěžovat (hendikepovat zvíře), čímž by mohly pomáhat procvičovat pohybovou koordinaci potřebnou pro pohyb v nestabilním a neprediktabilním arboreálním prostředí. Jinou alternativní funkci těchto projevů by mohlo být zvýšení rozsahu pohybů v kloubech v době formování pohybového aparátu (Lhota, osobní sdělení).

Bipední postoj (viz 28.), modifikovaný bipední postoj (viz 29.) a modifikovaná stojka (viz 30.) jsou prvky charakteristické tím, že zvíře při nich zaujímá nestabilní polohy, ve kterých je obtížné se udržet. U hravých visů (viz 31.) je tato nestabilní poloha navíc často spojená s polohou hlavy dolů, čímž si zvíře navíc může dobrovolně ztěžovat vizuální percepci.

Hravé visy (viz 31.) a šplhání (viz 22.) tvoří velmi výraznou složku hry - oproti předchozím projevům, které jsou spíše jen ojedinělé. Je možné, že zvládnutí těchto projevů je pro život na stromech zcela klíčové. Zatímco je však šplhání zásadní složkou vážné lokomoce v dospělosti (od které jsem "herní" šplhání vůbec nebyla s to rozlišit), u visů tomu tak není. Ty se v lokomoci dospělých objevují spíše sporadicky, a jejich zastoupení ve hře lze projev komplikující celou lokomoční sekvenci (hendikepující), jehož funkcí by mohl být nácvik zvládnání případných nehod.

4.5.1.2. Zvýšení rychlosti pohybu

Pro řadu herních projevů je typická rychlost, se kterými jsou prováděné. Řada projevů, jako jsou v první řadě náskoky na kolmou stěnu (viz 18.) a hravé honičky (viz etogram 3.2.5.5.), ale často například i hravé demonstrace (viz etogram 1.3.) a provokování (viz etogram 3.2.3.), působí na pozorovatele vyloženě střemhlavým dojmem. Aktivita a rychlost pohybů hrajících si mláďat a juvenilů výrazně kontrastuje se spíše pomalými a jakoby "dobře zváženými" pohyby dospělých.

Obecné zvýšení rychlosti celé řady herních projevů může zvířat velmi ztěžovat lokomoci a působit tak jako sebehendikepující prvek, umožňující jednotlivé pohyby a jejich koordinaci mnohem lépe ovládnout.

4.5.1.3. Ztížení prostorové orientace

Zřejmé SH prvky jsou veškeré prudké pohyby hlavou či celým tělem a prvky, během kterých se zvíře ocitne hlavou dolů. Všechny tyto prvky stimulují vestibulární aparát středního ucha a mohou způsobit dočasnou neschopnost koordinace pohybu či ztrátu orientace v prostoru. Těmito prvky by mohly být: cupování (viz 39.), cupování předmětu (viz 47.), trhnutí hlavou (viz 40.), hravé visy hlavou dolů (viz 31.), salto (viz 11.), přemet (viz 10.) a rotace (viz 43.).

Většina těchto prvků je zároveň často spojena s dalším SH prvkem – hravým zavíráním očí (viz 5.). Pokud zvíře prudce pohybuje hlavou, které je samo o sobě dost deorientující, a ještě navíc při tom zavře oči, je to velmi účinný způsob, jak dočasně ztratit kontrolu nad svým pohybem.

To této kategorie SH by také mohlo patřit zaklání (viz 3.) a zaklání hlavy (viz 3.1), kdy pro zvíře může být náročné vrátit se zpět do normální polohy při případném nečekaném útoku. A v případě zaklání hlavy u tohoto projevu navíc může toto způsobit ztížení prostorové orientace a pohybové koordinace.

4.5.1.4. Dekoordinační pohybové projevy

Během některých forem herní lokomoce se objevují projevy, jejichž ani vzdálenou obdobu ve vážném chování jsem nebyla s to detekovat. Zdá se, že jejich efektem není procvičování nějakého konkrétního projevu, ale pouze ztěžování výkonu ostatních pohybů a koordinace lokomočního projevu.

Možná nejlepším příkladem takového projevu je hravý cval (8.), kdy zvíře během útoku používá méně efektivní způsob pohybu tím, že rozhazuje přední končetiny do stran. Tento projev, který ve hře velmi dominuje, je nepodobný jakékoli lokomoci dospělých zvířat. Alternativním vysvětlením by však mohlo být, že specifická forma hravého cvalu plní spíše signální funkci.

Jiným dekoordinačním projevem (v tomto případě na rozdíl od hravého cvalu nestereotypním) by mohla být také lokomoční hra s předmětem, kdy přenašení předmětu, o který zvíře nejeví jakýkoli jiný zájem, může ztěžovat lokomoci.

Možným příkladem dekoordinačního projevu by mohlo být záměrné zamotávání se do provazu (viz 44.), kdy se "uvázané" zvíře i několik minut pohybuje po kleci, než se z provazu začne snažit vyprostit. Je možné, že toto ztížení lokomoce je primárním "cílem" tohoto inventivního projevu, který se mezi oběma zvířaty v Ústí s největší pravděpodobností rozšířil formou kulturního přenosu.

4.5.1.5. Volba substrátu

Velmi výrazná část herního chování probíhá na arboreálním substrátu, často na tenkých terminálních větvičkách. Výběr substrátu kontrastuje s vážnou lokomocí, kdy zvířata více upřednostňují pohyb po zemi, a na stromech využívají spíše silnějších větví. Touto volbou náročnějšího substrátu pro hru, kterou lze považovat za další formu sebehendikepování, se zvíře setkává s mnoha situacemi, při nichž se může naučit zvládnout zakolísání či ztrátu rovnováhy během pohybu v náročném arboreálním prostředí. Některé specifické herní projevy jsou specificky zaměřené na zvládnání pozice na nestabilním substrátu, ty však lze zařadit spíše do kategorie nácviku konkrétních dovedností než do kategorie sebehendikepování. Jde o vybírání si nestabilního substrátu k sezení (kam by si asi dospěl obvykle nesedlo), balancování (viz 33.) a sezení na vratkém substrátu (viz 34.).

4.5.2. Vyrovnání / znáhodnění poměru sil mezi partnery v sociální hře

Dobrovolné SH staršího z partnerů může mít za úkol vyrovnání poměru sil mezi herními partnery a tím udržení průběhu hry. Alternativně, SH jakéhokoli jedince v sociální hře může mít podobný znáhodňující charakter, jaký jsem popisovala v předchozích odstavcích.

4.5.2.1. Ztížení prostorové orientace

Jedním z nejnápadnějších možných SH projevů v sociální hře je hravé zavírání očí (viz 5.), kdy zvíře na chvíli ztratí vizuální kontakt s okolním prostředím a tím dává partnerovi možnou výhodu nečekaného napadení (pro zvíře zavírající oči). Je to univerzální projev, který tvoří častou součást jiných herních projevů používaných během soliterní lokomoční, sociální i hry s předmětem. Zároveň je to však případ možného herního signálu, dost možná ritualizací odvozeného od SH chování (tím, že zvíře zavírá oči, ukazuje případným herním partnerům, že není nebezpečné a vyzívá ke hře).

4.5.2.2. Dekoordinační pohybové projevy

Podobně jako v lokomoční hře, i v sociální hře jsem (vedle zavírání očí) detekovala i další projevy, jejichž hlavním cílem by mohlo být zkomplikovat lokomoční projev. Tyto projevy mohou například znevýhodňovat prchajícího partnera, pokud komplikují zvládnutí koordinace pohybu a tím ho zpomalují.

To této kategorie SH by mohl patřit hravý cval (8.), kdy zvíře během útoku používá méně efektivní způsob pohybu tím, že rozhazuje přední končetiny do stran.

Rovněž časté střídání rolí během hravých honiček (viz 110.), které vyžaduje neustálou pozornost herních partnerů, může být považováno za velmi výrazný dekoordinační prvek ve hře (tentokrát, oproti hravému cvalu, prvek velmi nestereotypní).

4.5.2.3. Volba substrátu

Tak jako při nesociální hře je nápadné přednostní používání náročnějšího substrátu při mnoha formách sociální hry. Asi nejlepším příkladem využití této SH strategie v náročném substrátu by mohl být projev pán hradu (viz 90.). Tehdy je jedno ze zvířat na vyvýšeném místě a snaží se na něm udržet, kdežto zvíře, které je pod ním, se snaží jakýmkoliv způsobem ho na tomto výhodném místě nahradit. Tento projev je náročný na složitou koordinaci pohybů.

4.5.2.4. Užití jemnějších forem zápasu a zaujetí pasivní role

Tento způsob SH je typický pro hravé souboje, ale také např. pro hravé honičky (viz etogram 3.2.5.5.). V většině případů je pozorováno u staršího z partnerů a jeho zjevným proximálním cílem je udržení hravého naladění a zájmu u mladšího či slabšího partnera. Příkladem SH převzetím pasivní role mohou být tyto herní projevy: zápasení vleže (viz 94.) nebo pasivní obrana-útok (viz 96.2).

Ačkoli převzetí pasivní (nebo spíše submisivní role) při hravém zápasení bylo pozorováno i u mladšího a menšího či slabšího partnera vůči silnějšímu partnerovi, lze tento projev považovat spíše za projev úzkosti, jehož účelem je spíše zajistit mírnější průběh hry a nikoli se sebehendikepovat. Proto projevy jako výzva prezentací (viz 60.), prezentace týlu (viz 64.), skrčenec (viz 102.) a podřízené ukončení hry (viz 115.) nejsou příkladem SH.

Analogním příkladem zaujetí "pasivní" role z okruhu hravých honiček je volná honička (viz 108.), kdy se honěné zvíře (pravidelně větší z partnerů), opakovaně zastavuje, ohlíží, zpomaluje, a někdy může běžet pouze hravým cvalem. Proximálním cílem tohoto chování je zjevně udržet zájem menšího herního partnera.

4.5.2.5. Prezentace zranitelných částí těla

Nastavování snadno zranitelných částí těla hernímu partnerovi, by mohlo na začátku hry fungovat jako možná taktika k vyvolání hry. Zvíře často ritualizovaným způsobem dává partnerovi najevo, že není nebezpečné. Příkladem tohoto SH mohou být: výzva svalením se (viz 61.) či hravé převalování (viz 7.).

Během průběhu hry může zvíře tyto projevy používat jako prostředek k udržení hravé nálady partnera, nicméně je třeba podotknout, že nastavování zranitelných částí těla poté, co již byla hra iniciována, běžné není. Naopak, proximálním "cílem" většiny her je zranitelná místa před hravými útoky partnera chránit.

4.5.2.6. Volba náročného herního partnera

Volba náročného, tj. většího a silnějšího partnera ke hře by mohla být velmi zásadní strategií SH. Kvantitativní hodnocení jsem neprováděla, mohu však potvrdit přinejmenším to, že se zvířata hře s větším a silnějším (potenciálně nebezpečným) partnerem striktně nevyhýbají.

Volba potenciálně nebezpečných zvířat je však nejlépe demonstrována v provokování dospělých, herně nenaladěných zvířat (viz etogram 3.2.3.), která na toto specifické herní chování skutečně mohou reagovat i kontaktní agresí (protiútokem). Jiným dobrým příkladem může být hrubá výzva ke hře (viz 62.), rovněž nejčastěji mířená proti dospělému, herně nemotivovanému zvířeti.

Projevy jako hravé vyčkávání (viz 88.), hravé napadení (viz 89.) či hravé naskakování (viz 84.) jsou často spojeny s rezistencí druhého partnera a s jeho možnými agonistickými reakcemi, ale SH partnera, který se snaží těmito hravými útoky zahájit hru, nemusí být účelem těchto projevů.

4.6. Herní signály a ritualizace

Variabilní charakter hry vyžaduje jednoznačné a účinné signály, kterými hravě motivované zvíře signalizuje svému okolí hravou náladu místo motivace k vážnému chování. Tyto signály tedy slouží k jednoznačnému rozlišení hravé motivace u zvířete či k udržení herního naladění partnera. To by mělo znamenat, že budou výrazně zjednodušené oproti původnímu projevu, ze kterého vznikly. Na vzniku signálu se také může podílet ritualizace.

Nejvíce herních signálů jsem pozorovala (jak bylo možné očekávat) během sociální hry. Ale ve velmi omezené míře se projevy, které jsem považovala za herní signály (hravý obličej, 1.; hravé přealování, 7.) objevovaly i během solitérní hry jednoho zvířete.

4.6.1. Hravý obličej

Typickým příkladem herního signálu u primátů je hravý obličej (1.) (Loizos 1967; Fagen 1981; Smith 1982; Pellis & Pellis 1997). Oproti většině ostatních pozorovaných herních signálů jeho původ není v SH projevech, ale právě naopak – jde zřejmě o ritualizované kousání a hrozbu. Projevem ritualizace je stereotypní intenzita a forma projevu. Moje pozorování předběžně naznačují, že nemusí nutně jít o stejnorodý mimický projev. Byla jsem totiž s to rozlišit dvě až tři různé formy hravého obličejce – ofenzivní (který je daleko nejběžnější, viz 1.2), defenzivní (viz 1.3), a možná ještě solitérní (viz 1.1), který jsem však pozorovala ojediněle.

Ofenzivní hravý obličej (viz 1.2) výrazně dominuje během hravých soubojů, kdy zřejmě alespoň v některých případech vykazuje připravenost zvířete ke kousnutí. Tím se blíží kontextem od jeho obdoby ve vážném chování. Je možné, že oproti ostatním signálním projevům, které mají spíše SH povahu, neslouží hravý obličej jako signál iniciující hru, ale spíše udržující "meze hry". Jinými slovy může zajišťovat, aby se hra nevyhrotila ve vážnou agresi. Ve shodě s touto představou se hravý obličej objevoval poměrně zřídka jako součást výzvy ke hře, naopak byl spíše prominentní složkou probíhajícího hravého zápasení. Přesto je však ofenzivní hravý obličej svou formou velmi vzdálený hrozbě.

Naproti tomu defenzivní hravý obličej (viz 1.3), který je na rozdíl od předchozího, projevem s krátkým trváním a stereotypní formou se svou povahou hrozbě blíží více. Je určen naprosto jednoznačně pro útočícího partnera, který přehnal svůj útok, a vyjadřuje spíše defenzivní hrozbu, čímž se neliší od kontextu používaného v období vážného chování.

Třetí pozorovaná forma hravého obličejce, solitérní hravý obličej (viz 1.1) je jedním z mála pozorovaných příkladů herního signálu, používaného během solitérní hry. Byl pozorován ojediněle během solitérního hravého přealování (viz 7.), se kterým zřejmě tvoří komplexní projev. Tento projev (solitérní hravý obličej plus přealování) byl vždy pozorován při předvádění v přítomnosti ostatních zvířat skupiny, nebyl však přímo směřovaný na herního partnera. Vyjadřuje zřejmě naprostou uvolněnost a herní motivaci zvířete. Může jít o jakýsi "dálkový signál" připravenosti ke hře pro potenciální partnery, ale také jen čistě o vnější projev herního vyladění, nesměřovaný jiným zvířatům.

4.6.2. Ritualizované sebehendikepující projevy

Řada SH prvků, diskutovaných v této práci, má zřejmě signální funkci. Mohlo by tomu tak být u hravého cvalu (viz 8.), zaklání (viz 3.) a zaklání hlavy (viz 3.1), hravého zavírání očí (viz 5.), cupování (viz 6.), hravého přealování (viz 7.) a výzvy svalením se (viz 6.1.). U řady z nich – ne však u všech - jsem zaznamenala některé z charakteristických projevů ritualizace, což dále svědčí pro jejich signální funkci. Zvíře může těmito projevy vyjadřovat své hravé naladění. I projevy, které známky ritualizace nevykazují, však mohou sloužit jako taktika hry, jak již bylo uvedeno v úvodních kapitolách (kap.).

Dalším možným signálem používaným během hry by mohl být hravý cval (8.), který by mohl nést určitou signální funkci o herním vyladění zvířete a zároveň funkci výzvy pro partnera, tím že běh je pomalý, zvíře se snaží

udržovat vizuální kontakt s partnerem a zároveň se při tom sebehendikepuje (viz diskuze o sebehendikepování). Projevem ritualizace je stereotypnost projevu a odlišnost formy od obdoby vážného chování (honění).

Příkladů takových projevů je celá řada. Například zaklání hlavy (3.), které je během hry zvířete velmi často prováděno. Tento prvek se vyskytuje jak během solitérní hry tak během sociální hry, kdy zvíře, které je provádí, často směřuje pohled k možnému hernímu partnerovi. Projevem ritualizace je zvýrazňování projevu.

Jiným možným herním signálem, odvozeným od SH je zavírání očí (viz 5.), kdy zvíře výrazně prodlužuje dobu, během které má zavřené oči.

Také cupování (viz 6.) je zřejmě signálním projevem, který je ritualizací zvýrazněný. Zřejmě vzniklo z cupování předmětu, tedy spíše z herní obdoby agonistického projevu (podobně jako např. hravý obličej). Avšak po odpoutání od tohoto kontextu mohlo získat spíše povahu SH projevu, ztěžujícího prostorovou orientaci jedince.

Zvýraznění prvku je použito zřejmě i u hravého převalování (viz 7.), kdy zvíře výrazně prodlužuje dobu, kdy odhaluje snadno zranitelnou část těla.

Výzva svalením se (viz 61.) by také mohla mít signální funkci, kterou zvíře prezentuje herní motivaci. Možným projevem ritualizace by mohl být víceméně stereotypní projev.

4.6.3. Náznakové herní projevy

Třetí kategorii herních signálů, kterou se mi podařilo rozlišit, jsou náznakové projevy, odvozené od vlastních prvků hry, které se uplatňují především v kontextu výzvy ke hře. Umožňují dát najevo herní vyladění a zároveň přitom (vzhledem ke své jemné formě) nevyvolat nežádoucí reakci partnera – ať už je touto nežádoucí reakcí agrese a nebo odmítnutí hry. V druhém případě se tím velmi blíží SH prvkům, jejichž cílem je vyrovnat síly mezi partnery a udržet zájem herního partnera (výzva prezentací, 60.; prezentace týlu, 64.). Zároveň však tyto projevy kontrastují s těmi SH prvky, jejichž cílem je znáhodnit průběh hry.

Do této kategorie herních signálů mohou spadat hravé poskoky před (viz 67.) a hravý dotyk (viz 65.). První z nich vykazuje zřejmě i projevy ritualizace, a to rychlé a monotónní opakování stejného prvku. Hravý dotyk vykazuje menší míru ritualizace mírně stereotypní formou projevu.

Jak jsem zjistila, je velmi jednoduché rozpoznat herní chování i u druhů, které vidíme poprvé v životě. To samé platí i u netrénovaných pozorovatelů (Fagen, 1981). Avšak problém nastává, pokud toto chování máme nějak zobecnit a definovat. Ještě náročnější je ve hře poznat určité jemné signály, které určitě existují, ale nejsme s to je rozeznat a pojmenovat. Jak jsem zjistila, tento další krok vyžaduje stovky hodin pozorování a velkou schopnost trpělivého čekání.

5. Závěr

Cílem této práce byl pouze kvalitativní popis herního chování kočkodana Brazzova. Testování hypotéz, nastíněných v úvodní části, bude součástí několika navazujících diplomových prací. Přesto závěrem uvedu alespoň několik postřehů, relevantních k hypotézám o funkční povaze hry, které nás zajímají.

1. Hypotéza nácviku dovedností

Podle této hypotézy by se ve hře měly objevovat SH projevy pouze coby ritualizované herní signály (RSH) bez vztahu k používanému substrátu, protože hra by měla sloužit k nácviku a procvičování optimálního zvládnutí konkrétních pohybových dovedností.

RSH se ve hře sice objevují jako herní signály a nemají vztah k substrátu, po kterém se zvíře pohybuje. Ale zároveň podle mého ohodnocení SH projevů tuto hypotézu nepodporuje fakt, že převážná většina SH projevů je neritualizovaných a vyskytujících se převážně v lokomoční hře.

2. Hypotéza tréninku na nehody

Podle této hypotézy by se ve hře měly objevovat pouze neritualizované SH projevy (NSH), vyskytující se převážně u lokomoční hry, kde by měly sloužit k tréninku na nečekané nehody. Tím by měl být ovlivněn výskyt těchto NSH u druhů využívajících různě prediktabilní prostředí. Více NSH by se mělo vyskytovat u druhů využívajících neprediktabilní arboreální substrát a postupně by se měl počet NSH snižovat s přechodem na zem.

Velký výskyt NSH by podporoval tuto hypotézu. Výskyt ritualizovaných SH projevů, sloužících z velké části jako herní signály, tuto hypotézu však v žádném případě neodporuje.

3. Hypotéza heterogenní funkce herních projevů

Podle této hypotézy se ve hře kombinují různé projevy, z nichž některé slouží komunikační funkci a některé jako znáhodňující projevy. Podobně jako u předchozí hypotézy tedy predikujeme výskyt neritualizovaných SH projevů, přičemž ritualizované signální prvky nejsou předmětem predikce .

Porovnání výskytu RSH s NSH v herním chování neumožňuje samo o sobě mezi dvěma posledními hypotézami rozhodnout. Tento problém by však měly uspokojivě vyřešit následující srovnávací kvantitativní studie herního repertoáru u řady druhů antropoidních primátů, kterým se v současné době věnují další členové našeho projektu (R. Štochl, M. Petrů, R. Trnka a S. Lhota).

6. Přehled literatury

Altmann J., 1974: Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227 – 267.

- Baldwin J.D. & Baldwin J.I., 1974: Exploration and social play in squirrel monkeys (*Saimiri*). *American Zoologist* 14: 303 – 315.
- Barber N., 1991: Play and energy regulation in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 66: 129 – 147.
- Barrett L., Dunbar R.I. & Dunbar P., 1992: Environmental influences on play behaviour in immature gelada baboons. *Animal Behaviour* 44: 111 – 115.
- Bateman G., 1984: Primates. *Torstar books Inc., Oxford*
- Bekoff M., 2001: Social play behaviour: Cooperation, fairness, trust, and the evolution of morality. *Journal of Consciousness Studies* 8(2): 81 – 90.
- Bekoff M. & Allen C., 1998: Intentional communication and social play: how and why animals negotiate and agree play. In *Animal Play: Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives*, edited by Bekoff M. and Byers J.A.. Cambridge: Cambridge University Press. Pp: 99 – 114.
- Biewener A.A., 1989: Scaling body support in mammals: Limb posture and muscle mechanics. *Science* 245: 45 – 48.
- Biewener A.A., 1990: Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science* 250: 1097 – 1103.
- Brennan E.J., 1985: De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*) in Kenya: Census, distribution, and conservation. *American Journal of Primatology* 8: 269 – 277.
- Burghardt G.M., 1998: The evolutionary origins of play revisited: Lessons from turtles. In *Animal Play: Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives*, edited by Bekoff M. and Byers J.A.. Cambridge: Cambridge University Press. Pp: 1 – 26.
- Byers J.A., 1998: Biological effects of locomotor play: getting into shape, or something more specific? In *Animal Play: Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives*, edited by Bekoff M. and Byers J.A.. Cambridge: Cambridge University Press. Pp: 205 – 220.
- Byers J.A. & Walker C., 1995: Refining the motor training hypothesis for the evolution of play. *The American Naturalist* 146: 25 – 40.
- Cant J.G.H., 1992: Positional behavior and body size of arboreal primates: A theoretical framework for field studies and an illustration of its application. *American Journal of Physical Anthropology* 88: 273 – 284.
- Curtin R.A., 1984: Play, practise and predictability in nonhuman primates: A study of the langur *Presbytis entellus*. In *Current Primate Researches* edited by Roonswal S.M., Mohnot N.S., Rathore. Jodhpur, India: University of Jodhpur. Pp. 287 – 293.

- Decker B.S., 1995: Survey of De Brazza's monkey (*Cercopithecus neglectus* Schlegel) in the Tororo district of eastern Uganda and Trans-Nzoia and west Pokot district of western Kenya. *Journal of East African Natural History* 84: 25 – 34.
- Dolhinow P., 1978: A behavior repertoire for the Indian langur monkey (*Presbytis entellus*). *Primates* 19: 449 – 472.
- Emmons L.H. & Gentry A.H., 1983: Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *The American Naturalist* 121: 513 – 524.
- Estes R.D., 1991: The behavior guide to african mammals. University of California Press.
- Fagen R., 1981: Animal play behavior. Oxford: Oxford University Press.
- Fontaine R.P., 1994: Play as physical flexibility training in five ceboid primates. *Journal of Comparative Psychology* 108(3): 203 – 212.
- Fraser A.F., 1990: Farm Animal Behaviour and Welfare. Memorial University of Newfoundland, Canada.
- Gebo D.L. & Chapman C.A., 1995: Positional behavior in five sympatric Old World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 97: 49 – 76.
- Chalmers N., 1984: Social play in monkeys: Theories and data. In *Play in Animals and Humans*. Edited by Smith P.K., New York: Basil Blackwell, pp. 119 – 141.
- Janson C. & Boinski S., 1992: Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalized primates: The case of the cebines. *American Journal of Physical Anthropology* 88: 483 – 498.
- Kingdon J., 1974: East african mammals: an atlas of evolution in Afrika. University of Chicago Press, Chicago.
- Larson S.G., 1998: Unique aspects of quadrupedal locomotion in nonhuman primates. In *Primate locomotion* edited by Strasser a kol.. New York : Academic Press, pp. 157 – 173.
- Lehner P.N., 1996: Handbook of ethological methods. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lewis K.P., 2000: A comparative study of primate play behaviour: Implications for the study of cognition. *Folia Primatologica* 71: 417 – 421.
- Loizos C., 1967: Play behaviour in higher primates: A review. In *Primate Ethology* edited by Morris D.. Anchor Books, Chicago. Pp: 226 – 282.
- McGraw W.S., 1998: Comparative locomotion and habitat use of six monkeys in the Tai Forest, Ivory Coast. *American Journal of Physical Anthropology* 105: 493 – 510.

- Meier G.W. & Devanney V.D., 1974: The ontogeny of play within a society: Preliminary analysis. *American Zoologist* 14: 289 – 294.
- Meldrum D.J., 1991: Kinematics of the Cercopithecine foot on arboreal and terrestrial substrate with implications for the interpretation of hominid terrestrial adaptations. *American Journal of Physical Anthropology* 84: 273 – 289.
- Nunn C.L., 1999: The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour* 58(2): 229 – 246.
- Oswald M. & Lockard J.S., 1980: Ethogram of the De Brazza's guenon (*Cercopithecus neglectus*) in captivity. *Applied Animal Ethology* 6: 285 – 296.
- Paquette D., 1994: Fighting and playfighting in captive adolescent chimpanzees. *Aggressive Behavior* 20: 49 – 65.
- Pellis S.M. & Iwaniuk A.N., 1999: The problem of adult play fighting: A comparative analysis of play and courtship in primates. *Ethology* 105: 783 – 806.
- Pellis S.M. & Iwaniuk A.N., 2000a: Comparative analyses of the role of postnatal development on the expression of play fighting. *Developmental Psychobiology* 36: 136 – 147.
- Pellis S.M. & Iwaniuk A.N., 2000b: Adult-adult play in Primates: Comparative analyses of its origin, distribution and evolution. *Ethology* 106: 1083 – 1104.
- 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 Primatologica* 69: 177 – 180.
- Poirier F.E. & Smith E.O., 1974: Socializing functions of primate play. *American Zoologist* 14: 275 – 287.
- Redican W.K. & Mitchell G., 1974: Play between adult male and infant rhesus monkeys. *American Zoologist* 14: 295 – 302.
- Rose M.D., 1973: Quadrupedalism in primates. *Primates* 14(4): 337 – 357.
- Rowe N., 1996: The pictorial guide to the living primates. Pogonias Press.
- Smith P.K., 1982: Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. *The Behavioral and Brain Sciences* 5: 139 – 184.
- Sommer V. & Mendoza-Granados D., 1995: Play as indicator of habitat quality: A field study of langur monkeys (*Presbytis entellus*). *Ethology* 99(3): 177 – 192.

- Symons D., 1974: Aggressive play and communication in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Zoologist* 14: 317 – 322.
- Špinka M., Newberry R.C. a Bekoff M., 2001: Mammalian play: Training for the unexpected. *The Quarterly Review of Biology* 76: 141 – 168.
- Tartabini A., 1991: Social play behaviour in young rhesus monkeys *Macaca mulatta* at three different ages: From the 3rd to the 6th month of life. *Behavioural Processes* 24: 185 – 192.
- Thierry B., Bynum E.L., Baker S., Kinnaird M.F., Matsumura S., Muroyama Y., O'Brien T.G., Petit O., Watanabe K., 2000: The social repertoire of Sulawesi macaques. *Reichorui Kenkyu/Primate Res.* 16(3): 203 – 226.
- Thompson K.V., 1998: Self assessment in juvenile play. In *Animal Play: Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives*, edited by Bekoff M. and Byers J.A.. Cambridge: Cambridge University Press. Pp: 183 – 204.
- Zucker E.L. & Clarke M.R., 1992: Developmental and comparative aspects of social play of mantled howling monkeys in Costa Rica. *Behaviour* 123: 144 – 171.