

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



Vliv laterality na schopnost učení u koní

Bakalářská práce

Autor práce: Anna Petrušková

Obor studia: Chov koní

Vedoucí práce: doc. Ing. Jitka Bartošová, Ph.D.

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv laterality na schopnost učení u koní" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala své vedoucí práce doc. Ing. Jitce Bartošové, Ph.D. za pomoc s výběrem zajímavého tématu, za cenné rady a pomoc při zpracování bakalářské práce.

Vliv laterality na schopnost učení u koní

Souhrn

Laterality, tedy asymetrie mezi levou a pravou stranou organismu, je jev, který ovlivňuje koně nejen v běžném životě, ale má i přímý vliv na jejich sportovní výkon. Vzhledem k laterálně umístěným očím, je laterality u koní významným faktorem. Základ laterality spočívá již v samotné anatomii centrální nervové soustavy, konkrétně v rozdílném utváření levé a pravé mozkové hemisféry. Z této anatomické asymetrie vyplývají mnohé funkční rozdíly. Levá mozková hemisféra řídí dlouho zavedené vzorce chování v nestresových situacích. Má na starosti například proces krmení a manipulaci s potravou, inhibuje agresi a negativní emoce či umožňuje rozpoznání druhově typické vokalizace. Pravá mozková hemisféra vyhodnocuje především neočekávané podněty a řídí únikové reakce a chování při stresových situacích. S tím úzce souvisí i detekce predátora, emoční zaměření na strach a agresi či prostorové vnímání.

Motorická lateralizace, tedy preferenční využití jedné končetiny nebo strany těla oproti druhé při plnění různých úkolů, je u koně domácího ovlivněna člověkem, jeho přístupem ke koni v tréninku i při běžných každodenních činnostech (např. vodění nebo nasedání z jedné, zpravidla pravé strany). U koní je však pozorováno i preferenční využití jedné z končetin při pasení, což zřejmě člověkem ovlivněno není. Zajímavým jevem je i to, že 90 % dostihových koní preferuje cval na pravou ruku. Existují také výzkumy zaměřené na vizuální a čichovou lateralizaci. Zde se významně projevuje i emoční lateralizace. Pokud kůň vidí neznámý předmět nejdříve svým pravým okem, jeho úleková reakce je podstatně menší, než pokud jej vidí nejdříve levým okem. Těchto poznatků lze využít během výcviku koní a ovlivnit tak jejich schopnost učení a případně zvýšit jejich sportovní výkon.

Znalost principů laterality lze ve výcviku koně využít například při aplikaci habituace a podmiňování, kdy má velký vliv, z jaké strany koni předmět ukážeme poprvé, či z které strany ho nový prvek učíme prvně. Pochopení motorické lateralizace může napomoci výběru vhodné sportovní disciplíny pro daného koně. Například pro drezurního koně je výhodou oboustranně symetrická obratnost, zatímco dostihový kůň může těžit z vyššího stupně jednostranné specializace, která umožňuje rychlejší cval. Znalost lateralizace také umožňuje lépe přizpůsobit trénink individuálním potřebám koně. Zvláštní a důležitou kapitolou v jezdecké přípravě koně je fyzická asymetrie daná nerovnoměrnostmi v růstu kostí a síle končetin, která zásadně ovlivňuje pohyb koně, jeho pokroky během tréninku a také

dlouhodobou využitelnost a zdraví koně. Na rozdíl od funkční lateralizace mozku je fyzická asymetrie v jezdecké praxi dobře známa a je jí věnována velká pozornost.

Klíčová slova: kůň, lateralita, učení, mozek

The influence of laterality on the learning ability of horses

Summary

Laterality, or the asymmetry between the left and right side of the body, is a phenomenon that affects horses not only in everyday life, but it has a direct effect on their athletic performance as well. Due to the laterally placed eyes, laterality in horses is a significant factor. The basis of laterality consists in the anatomy of the central nervous system itself, specifically in the different formation of the left and right cerebral hemispheres. Many functional differences result from this anatomical asymmetry. The left cerebral hemisphere controls long-established patterns of behavior in non-stressful situations. It is in charge of, for example, the process of feeding and handling food, inhibits aggression and negative emotions, or enables the recognition of species-typical vocalizations. The right cerebral hemisphere mainly evaluates unexpected stimuli and manages escape reactions and behavior in stressful situations. Closely related to this is the detection of a predator, emotional focus on fear and aggression or spatial perception.

Motor lateralization, ie. the preferential use of one limb or side of the body over the other in performing various tasks, is influenced by man in the case of a domestic horse, his approach to the horse in training and normal everyday activities (eg. leading or mounting from one, usually right side). Concerning horses, however, the preferential use of one of the limbs during grazing is also observed, which is probably not affected by humans. Another interesting phenomenon is that 90 % of racehorses prefer a gallop on the right hand. There also exist researches which focused on visual and olfactory lateralization. Emotional lateralization is also significant here. If a horse sees an unknown object first with its right eye, its startle response is significantly less than if it sees it first with the left eye. This knowledge can be used during horse training and thus affect their ability to learn and possibly increase their athletic performance.

Knowledge of the principles of laterality can be used in horse training, for example, in the application of habituation and conditioning, where it has a great influence on from which side we show the object to the horse for the first time, or from which side we teach it a new element first. Understanding motor lateralization can help to choose the right sport for the horse. For example, for a dressage horse, the advantage is bilaterally symmetrical dexterity, while a racehorse can benefit from a higher degree of one-sided specialization, which allows for a faster gallop. Knowledge of lateralization also allows you to better adapt the training to

the individual needs of the horse. A special and important chapter in equestrian training is the physical asymmetry due to unevenness in bone growth and limb strength, which fundamentally affects the horse's movement, its progress during training, as well as the long-term usability and health of the horse. Unlike functional lateralization of the brain, physical asymmetry is well known in equestrian practice and is given great attention.

Keywords: horse, laterality, learning, brain

Obsah

1	Úvod.....	10
2	Cíl práce.....	11
3	Literární rešerše.....	12
3.1	Lateralita.....	12
3.1.1	Historie výzkumu laterality.....	12
3.1.2	Výhody vyvinutí lateralizace.....	13
3.1.3	Levá hemisféra.....	15
3.1.4	Pravá hemisféra.....	16
3.1.5	Jednotlivé typy laterality.....	18
3.1.5.1	Strukturální lateralizace.....	18
3.1.5.2	Funkční lateralizace.....	19
3.1.6	Lateralita u koní.....	24
3.1.6.1	Motorická lateralita – přednostní využití jedné končetiny.....	24
3.1.6.2	Smyslová lateralita – čichová lateralizace.....	25
3.1.6.3	Lateralita u koně Převalského.....	26
3.2	Učení.....	26
3.2.1	Učení a paměť.....	27
3.2.2	Nejvýznamnější typy učení.....	28
3.2.2.1	Neasociativní učení.....	28
3.2.2.2	Asociativní učení.....	30
3.2.3	Kognitivní schopnosti koní.....	33
3.2.4	Všeobecné poznatky o učení u koní.....	34
3.3	Lateralita, schopnost učení a kognitivní schopnosti koně.....	34
3.3.1	Učení a směr útěku.....	35
3.3.2	Nové podněty, učení a emocionální stav koně.....	36
3.4	Využití laterality ve výcviku koně.....	37
3.4.1	Přístup člověka ke koni zleva versus zprava.....	37
3.4.2	Vliv fyzické asymetrie na výkon koně.....	37
3.4.2.1	Asymetrie zadní části koňského těla.....	38
3.4.2.2	Asymetrie předních končetin.....	38
3.4.3	Chlupové víry jako ukazatelé motorické laterality.....	40
3.4.4	Vliv preference končetiny.....	41
3.4.5	Cval – asymetrický chod.....	41

4 Závěr	43
5 Literatura.....	44

1 Úvod

Kůň domácí (*Equus caballus*) je domestikovaný lichokopytník patřící do podřádu koňovití (*Hippomorpha*). Historie tohoto druhu spočívá v daleké minulosti, první předek koně (*Hyracotherium*) se objevil zhruba před 55 až 60 miliony let. K domestikaci došlo v období neolitu, a to zřejmě na několika místech současně – předně na území Ukrajiny a Kazachstánu.

Nejdříve byl kůň pro člověka pouhou potravou, později jej však začal využívat i jako tažné a jezdecké zvíře. V průběhu dějin se stal kůň věrným druhem člověka, pomáhal mu přežít, obdělávat pole, pohybovat se napříč krajinou a bojoval s ním ve válkách. Kůň si však svou pozici nemohl udržet navždy.

S nástupem Velké průmyslové revoluce postupně přicházel o jednotlivé původní role ve společnosti a naopak byl začleňován do nových pozic. Z pracovního zvířete se stal zvířetem volnočasovým. V současnosti je jeho hlavním údělem sport, rekreace lidí a hipoterapie. Jedna věc však pořád zůstává stejná.

V minulosti, současnosti i budoucnosti člověk stále komunikuje s koněm. Součástí jakéhokoliv vztahu s člověkem je výcvik. Různým typem tréninku prochází každý kůň. Lidé zjišťují, co funguje a co ne, komunikují s koňmi na základě různých principů. Zjišťují, kde je hranice toho, co se kůň dokáže naučit, jak velké jsou jeho kognitivní schopnosti, čím by si mohli tuto společnou cestu usnadnit.

Učení jako takové je velmi zkoumaným procesem. Existují obecné principy, které platí pro určitý druh či skupinu jedinců. Zároveň je však každý jedinec výjimečný a konkrétní postupy učení, samotný výcvik, musí být upraveny dle individuálních potřeb. Učení je ovlivněno mnoha faktory, a jedním z nich je i lateralita.

Lateralita je definována jako rozdílnost ve funkčnosti i stavbě dvou stran jednoho celku. Rozdíl mezi pravou a levou částí. Jev, který si lidé začali uvědomovat a zkoumat v průběhu posledních dvou století. Každý člověk se setkává s důsledky laterality v běžném životě. Příkladem může být pravorukost či levorukost nebo větší šikovnost či obratnost jedné strany těla. Nicméně lateralita není jen záležitostí lidí, ale i živočichů.

A právě vliv laterality na proces učení u lidí, ale i u zvířat obecně, je v posledních letech tématem nabírajícím na důležitosti. Prozkoumání zákonitostí procesu učení, laterality a vlivu laterality na schopnost učení je dalším důležitým mezníkem v rozvíjení schopností sebe samých i našich zvířecích společníků.

2 Cíl práce

Cílem práce „Vliv laterality na schopnost učení u koní“ je zpracovat literární rešerši vědecké literatury shrnující informace o vlivu laterality na schopnost učení u koní. Pro nejlepší pochopení problematiky bude práce rozdělena do dvou částí. První část bude mít dvě podkapitoly. První podkapitola se zaměří na vysvětlení laterality, druhá podkapitola bude zahrnovat učení. Ve druhé části bude objasněna souvislost mezi lateralitou a učením a využití této souvislosti ve výcviku koně.

3 Literární rešerše

3.1 Lateralita

Lateralitou označujeme jev, kdy dochází k asymetrii mezi levou a pravou stranou organismu. Svůj počátek má v rozdílném utváření mozkových hemisfér. Levá i pravá strana mozku jsou specializovány ke zpracování informací různým způsobem a ovládají rozdílné kategorie chování (Rogers 2010). Podle Reinholz-Trojan et al. (2012) je lateralizace definována jako existence rozdílů ve funkčnosti mozkových hemisfér, které se projevují pozorovatelnými rozdíly ve využívání orgánů umístěných na každé straně těla (ruka, oko, ucho, tlapa, atd.).

Mozková asymetrie má základ již v samotné anatomické stavbě, ze které nadále vyplývají funkční rozdíly. Výzkum na řadě druhů ukázal, že levá hemisféra řídí dobře zažité vzorce chování v nestresových situacích, zatímco pravá hemisféra je zodpovědná za neočekávané podněty a řídí útekové a jiné obranné mechanismy (Rogers 2010).

Různí autoři navrhují, že funkční význam lateralizace může být v zabránění konfliktu, který je zapříčiněn vznikající odezvou, která vychází z vizuálního vstupu – dvou laterálně umístěných očí s převážně monokulárním zorným polem. Laterálně umístěné oči a relativně malé množství komisurálních vláken mohly stát na počátku evoluce lateralizace mozku. Toto je zvláště patrné u ptáků, kterým chybí velký mozkový trámec, jenž se nachází u savců a propojuje jejich levou a pravou hemisféru (Bisazza et al. 1998).

Peter F. MacNeilage et al. (2009) uvádí, že u lidí i dalších obratlovců jsou nervy z jedné strany těla spojeny s hemisférou na opačné straně mozku. Výsledně tedy každá hemisféra obecně řídí opačnou stranu těla. Toto křížení nervů je nejznámější v oblasti zrakových nervů pod názvem chiasma opticum. Zrakové vjemy z levého oka zpracovává pravá hemisféra a zrakové vjemy z pravého oka se přesouvají do levé hemisféry. Vizuální lateralita je měřitelná hlavně u zvířat s laterálně umístěnými očima (De Boyer Des Roches et al. 2008).

Lateralizace může nastat na úrovni jednotlivce nebo populace. Na individuální úrovni byla pozorována například v několika studiích preference předních končetin u hlodavců. Většina jedinců vykazovala preferenci jedné z končetin, ale počty jedinců využívajících více levou končetinu a jedinců využívajících více pravou končetinu, se přibližně rovnaly. Pokud má většina jedinců stejnou stranovou preferenci, je lateralizace přítomna na úrovni populace (McGreevy & Rogers 2005).

Angelo Bisazza et al. (1998) již před více než dvaceti lety uváděl, že dlouhou dobu byla mozková lateralita považována za čistě lidskou specialitu spojenou se schopností řeči a praváctvím/leváctvím (angl. *handedness*). Nicméně v posledních dvaceti letech se hromadí velké množství důkazů, že funkčně lateralizovaný mozek mají i zvířata.

3.1.1 Historie výzkumu laterality

První objevy spojené s funkční lateralizací mozku u člověka pozoroval Broca v roce 1861. Na jeho pozorování u lidí navázal až o sto let později Sperry a jeho spolupracovníci, kteří se v šedesátých letech minulého století zabývali přetnutím spojů mezi mozkovými hemisférami u epileptických pacientů (Rogers & Andrew 2002).

Před padesáti lety široká odborná veřejnost zastávala názor, že vzhledem k jazykovým schopnostem, praváctví a specializaci jedné strany mozku na zpracovávání prostorových vjemů, nastává lateralizace mozku pouze u lidí. Předpokládalo se, že ostatní zvířata nemají hemisférickou lateralizaci žádného druhu.

Tato přesvědčení dobře vyhovovala názoru, že lidé mají speciální evoluční status. Biologové a behaviorální vědci obecně souhlasili, že praváctví se u našich hominidních předků vyvinulo, když se naučili vytvářet a používat nástroje, tedy zhruba před 2,5 miliony lety (MacNeilage et al. 2009).

Samotná existence strukturálních asymetrií v mozku obratlovců byla ovšem běžnou znalostí neuroanatomů již na počátku minulého století. Většina prvních záznamů potvrzujících, že lateralizace se nevyskytuje pouze u lidí, byla pozorována nikoliv u vyšších, ale u nižších obratlovců. Například Gierse hlásal, že pravé habenulární jádro je větší než levé. Habenulární jádra jsou součástí epithalamu. Gierse svá pozorování prováděl u ryb druhu štetinotubka drobná (*Cyclothone acclinidens*) (Rogers & Andrew 2002).

Je zajímavé, že zatímco existence lateralizovaného mozku u obratlovců byla přijata teprve nedávno, otázka souvislosti mezi hemisférickou specializací a emocemi byla diskutována již o mnoho let dříve – nejprve u lidí, později i u ostatních zvířat. První výzkumy prokázaly, že emoční obsah řeči je zpracováván v pravé hemisféře. Dalším zjištěním bylo, že inaktivace levé hemisféry vyvolává stavy úzkosti a deprese, zatímco inaktivace pravé hemisféry vyvolává euforii (De Boyer Des Roches et al. 2008).

Mozková lateralizace (různé funkční a strukturální specializace levé a pravé strany mozku), která byla nejdříve považovaná za jedinečnou záležitost člověka, je v současnosti rozšířená a zkoumaná u všech tříd obratlovců. Nedávno se dokonce začaly objevovat důkazy o lateralizaci u bezobratlých živočichů, což naznačuje, že lateralizace nervového systému může být výhodou i pro jednodušší typy mozku a nebýt jen rysem složitých mozků obratlovců (Frasnelli et al. 2012).

3.1.2 Výhody vyvinutí lateralizace

Zásadní výhodou, kterou lateralizace přináší, je zvýšení neurální kapacity mozku, protože specializací jedné hemisféry pro určitou funkci, vznikne v druhé hemisféře více prostoru pro další doplňkové funkce (Levy 1977). Tím se v průběhu evoluce omezilo neefektivní zdvojování funkcí v obou hemisférách, a šetří se tak nervová spojení. Obecně vzato, umožněním odděleného a paralelního zpracování informací ve dvou mozkových hemisférách, může být lateralizace způsobem, jak zvýšit mozkovou kapacitu a výkon (Vallortigara & Rogers 2005).

Jako důkaz můžeme uvést výzkum Pascuala a jeho týmu na bezobratlých druhích, octomilkách. Výsledky uvádějí, že ve srovnání octomilek se symetrickou strukturou mozku, mají octomilky s asymetrickou strukturou mozku mnohem lepší schopnost formování dlouhodobé paměti (Pascual et al. 2004).

Dalším příkladem je testování kuřat. Kuřata měla dvojí úkol – vyzobat zrna obilí na rušivém pozadí malých oblázků a současně dávat pozor na model dravce nad svými hlavami. Lateralizovaná kuřata jsou schopna zaměřit svou levou hemisféru (pravé oko) na rozlišování

zrn na pozadí kamínků, zatímco pravou hemisférou (levým okem) monitorují nebe nad svou hlavou a sledují model predátora (Rogers 2000).

Tato kuřata byla porovnávána s kuřaty bez lateralizace těchto úkonů. Lateralizovaná kuřata plnila oba úkoly lépe než nelateralizovaná kuřata. Ve skutečnosti požadavky na plnění dvou souběžných úkolů u nelateralizovaných kuřat měla takový dosah, že jejich výkon se zhoršoval, když pokračovala v hledání potravy.

Výhoda poskytnutá lateralizací spočívá ve schopnosti kvalitně provádět odlišné typy procesů současně levou a pravou hemisférou. To vysvětluje, proč je tato specializace zachována napříč všemi taxony obratlovců (Rogers et al. 2004).

K detekci nových informací musí organismus využít funkce, které je označí jako nový jedinečný zážitek. K tomuto typu informací řadíme například prostorové vnímání nebo všechny nové neočekávatelné události. Tuto funkci plní pravá hemisféra.

Naproti novým zážitkům musí organismus umět rozeznat, které funkce se opakují, které informace jsou podstatné a má se jimi zabývat a naopak, které jsou zbytečné, a může je ignorovat. Výsledkem je selektivní pozornost, jedna z nejdůležitějších schopností mozku. A toto je funkcí levé hemisféry.

Opět jsme tedy u toho, že vyvinutí hemisférické specializace umožnilo účinnější práci nervové soustavy. Takto může zpracovávat dvě informace najednou, a to je účinnější, než kdyby se dokázala zabývat vždy jen jednou věcí (MacNeilage et al. 2009).

Hemisférická specializace zabraňuje duplicitě, to může být zvláště důležité v komplexních funkcích jako je řeč, která vyžaduje rozsáhlá nervová spojení. Duplikace by byla zbytečnou ztrátou nervového prostoru, a naopak doplňkové specializace v obou hemisférách vedou k získání celkově větší výpočetní účinnosti (Corballis 2009).

Nebýt lateralizace, nevyvinula by se u lidí, jako jedinečný způsob dorozumívání - řeč. Proces mluveného jazyka záleží na více než jedné mentální kapacitě. Na jedné straně mozkový systém musí přijímat a zpracovávat ze smyslových vstupů řadu různých typů informací, ze kterých identifikuje jednotlivé fonémy (významotvorné hlásky), obsahově důležitá slova a gramatické vztahy mezi těmito slovy. Na straně druhé musí extrahovat hlavní celkové informace dodávající celkový význam, tj. intonační obrys, který signalizuje oddělení rozdílných složek a zvýrazňuje relevantní slova v proudu řeči (Friederici & Alter 2004).

Laterální rozdělení funkcí mezi dvě hemisféry a tedy jednostranné řízení procesů vykazuje adaptivní výhody. Jednou z hypotéz je, že bilaterální (oboustranná) kontrola by byla omezena relativně pomalou výměnou informací mezi hemisférami. Zpracování informací k určitému procesu pouze jednou hemisférou tedy lze provádět s mnohem vyšší rychlostí. A v přírodě přežití jedince často záleží na milisekundách, tedy rychlejší nervová odpověď je evolučně velmi výhodná (Ringo et al. 1994).

Jako příklad můžeme uvést pozorování u koček. Kočky (*Felis silvestris*) projevující silnou lateralitu používání končetin byly při sledování světelného paprsku rychlejší v reakční době i samotném pohybu a motoricky přesnější než nelateralizované kočky (Fabrethorpe et al. 1993).

Dominance jedné hemisféry (nebo obecně jedné strany mozku) je pravděpodobně nejvhodnějším způsobem, jak předejít současně iniciaci nekompatibilních reakcí u zvířat, která mají laterálně umístěné oči, a tudíž v jednu chvíli získávají různé informace vnímané, vzhledem k monokulárnímu zornému poli, pouze jedním okem (Vallortigara & Rogers 2005).

Doposud popisované výhody se odrážejí hlavně na individuální úrovni. Lateralizace ale přináší výhody i na úrovni populace. O levo-pravé asymetrii na úrovni populace mluvíme, pokud podobný směr vykazuje více než 50% populace (Vallortigara & Rogers 2005). Většina jedinců populace je lateralizována stejným směrem, jako příklad můžeme uvést dominantní využívání pravé ruky u lidí (Rogers 2002).

Mnoho druhů vykazuje zaujatost v pozorovatelném chování jako je směr útěku před predátory nebo naopak způsob útoku na kořist (Corballis 2009). Některé druhy ryb, které se sdružují ve velkých hejnech, vykazují společnou směřovost při útěku před viditelným predátorem. Některá hejna se ubírají doprava a jiná doleva.

Konkrétní pozorování byla provedena u čeledi živorodkovití, konkrétně u druhu živorodka okatá. Ukázalo se, že hejna těchto ryb vykazují stálou populační zaujatost k odbočení před predátorem přednostně doleva. Zdá se, že tato asymetrie je způsobena preferenčním využitím laterálního pole pravého oka během fixace biologicky významných podnětů jako je predátor (Bisazza et al. 2000).

V základu tedy existují dva typy výhod plynoucích z lateralizace, jedna na individuální úrovni a druhá na úrovni populace. První se týká zvýšeného výkonu a rychlejší reakce lateralizovaných jedinců ve srovnání s nelateralizovanými jedinci. Druhá dává sociální výhodu, která nastává, pokud je většina jedinců ve skupině lateralizována stejným směrem (Rogers 2000).

3.1.3 Levá hemisféra

Výzkum na řadě druhů ukázal, že levá hemisféra řídí dlouho zavedené vzorce chování v nestresových situacích (Rogers 2010). Jinými slovy, levá mozková polokoule se stala centrem pro sebemotivované chování, někdy se způsob kontroly tohoto chování označuje jako „ovládání shora-dolů“. Je třeba zdůraznit, že sebemotivované chování nemusí být vrozené, naopak ve skutečnosti se jej jedinci často teprve učí během jednotlivých fází života (MacNeilage et al. 2009).

U většiny lidí centrum v levé hemisféře zpracovává jazyk a produkuje řeč. Levá hemisféra také umožňuje zaměřit se na relevantní podněty, aniž by se dala jednoduše rozptýlit cizími podněty. To řídí chování podle naučených rutin (Rogers 2010).

Vokální produkce, a to zejména známá druhově specifická vokalizace, je další specializací levé mozkové polokoule (Rogers 2010). Například koně využívají levou hemisféru k věnování pozornosti specifické vokalizaci v rámci příslušníků jednoho stáda (Basile et al. 2009a). Stejná pozorování byla učiněna i u lachtanů (Boye et al. 2005). Shrneme-li to, že tato zvláštní specializace se vyskytuje napříč druhy, můžeme v tomto vidět prekurzor specializace levé hemisféry pro lidskou řeč a celkově mluvený projev (MacNeilage et al. 2009).

Všichni obratlovci, jmenovitě ryby, plazi, obojživelníci, ptáci a savci, mají sklon využívat více pravou stranu při krmení – jedná se o rutinní činnost. Přednostní užití pravé strany poukazuje na centrum pro tento typ chování v levé hemisféře (MacNeilage et al. 2009).

Byl proveden výzkum na ropuchách, který ukázal, že při úderu na kořist využívají přednostně své pravé strany, která je ovládána levou hemisférou. Pokud se kořist objeví

v jejich pravém zorném poli, jazyková reakce je mnohem rychlejší, než kdyby se kořist objevila v levém zorném poli (Vallortigara et al. 1998).

Pravá předpojatost pro odpovědní procesy během krmení a shánění potravy již byla zdokumentována také u různých druhů ptáků – například u kuřat, tučňáků nebo křepelek. Z této pravostrannosti pro hledání a samotný lov potravy je zřejmé, že kořist nebo celkově potrava musí být vyeliminovány z podobných cílů (Vallortigara & Rogers 2005).

Například kuřata vykazují pravostrannost pro klování zrn. Za využití vstupů z pravého oka dokáží eliminovat rušivé pozadí – přesně vytrídít obilí z malých oblázků, aniž by se spletla. Pokud by tuto činnost vykonávala primárně v levém zorném poli, nebyla by 100% přesná a občas by místo zrna klovla oblázky (Rogers & Andrew 2002).

Došlo ke zjištění, že levá hemisféra, která primárně zpracovává vstupy z pravého oka, řídí reakce, které vyžadují schopnost rozlišit mezi podněty a manipulací s předměty. Na určitých úrovních se tato specializace levé hemisféry projevuje v preferenci používání rukou u primátů. Protože levá hemisféra ovládá pravou ruku, plánované použití pravé ruky pro jemnou manipulaci s předměty, jako je psaní u lidí, může vyplývat z této starověké evoluční specializace (Vallortigara & Rogers 2005).

Většina lidské populace využívá při činnostech jako je psaní nebo házení přednostně jednu ruku a přibližně u 90% populace je touto dominantní rukou pravá ruka. Tato asymetrie ovšem není vůbec zřejmá na úrovni skutečné struktury dané ruky. I když existují určité rozdíly v síle svalů a kostí zvýhodňující dominantní ruku, zdá se, že většina těchto rozdílů je spíše důsledkem, než důvodem většího využívání dominantní ruky (Corballis 2009).

Podíváme-li se na koně, je u nich také častěji dominantnější pravá přední končetina. Koně mají častěji tendenci stát levou přední končetinou před pravou přední končetinou, méně je tomu naopak. Což je bráno jako důkaz, že pravá přední končetina je tou, na kterou je přenášeno více váhy, je více zatížena, a proto je z obou předních končetin tou silnější a tedy dominantnější (McGreevy & Rogers 2005).

Na základě experimentu u psů bylo zjištěno, že pokud pes vidí svého majitele, má sklon vrtět ocasem více doprava. Tedy tato situace u něj aktivuje levou hemisféru (Quaranta et al. 2007).

Shrneme-li to, levá hemisféra je schopna potlačovat určité reakce při rozhodování mezi alternativními odpověďmi. Celkově se levá polokoule zaměřuje na místní rysy (Vallortigara & Rogers 2005), věnuje pozornost detailům, ale uniká jí celkový rozsah (MacNeilage et al. 2009).

Mezi hlavní známé funkce levé hemisféry patří: výběr kořisti a lov, proces krmení a manipulace s potravou, přístup k různým objektům a manipulace s nimi, inhibice agrese, zejména u lidí inhibice intenzivních emocí – hlavně negativních, rozpoznání kategorií – pozornost pro celkové velké změny, rozpoznání druhově typické vokalizace, pozornost pro orientační body a místní podněty (Vallortigara & Rogers 2005).

3.1.4 Pravá hemisféra

Pravá hemisféra reaguje na neočekávané podněty a řídí únikové a jiné nouzové reakce (Rogers 2010). Celkově převzala primární kontrolu v potenciálně nebezpečných situacích, které volají po rychlé reakci zvířete – například odhalení dravce v blízkém okolí. Pravá

polokoule se stala centrem pro sebemotivované chování, které je kontrolováno zdola nahoru (MacNeilage et al. 2009).

Různé druhy zvířat z odlišných tříd reagují na predátora aktivněji, pokud jej vidí na své levé straně. Levé vizuální pole je kontrolováno pravou hemisférou (Vallortigara & Rogers 2005).

Lateralizace odpovědí na viditelnou přítomnost simulovaného predátora byla zkoumána u tří druhů ropuch. Simulovaný had byl v náhodném pořadí prezentován v levém nebo pravém postranním zorném poli. Únikové a obranné reakce byly vyvolávány silněji u všech tří zkoumaných druhů, pokud byl podnět na levé straně ropuchy. Tedy hlavním výsledkem studie lateralizované reakce ropuch na predátora bylo zjištění, že všechny tři druhy ropuch jsou výrazně citlivější na přítomnost stimulu ve svém levém zorném poli, ve srovnání s pravým zorným polem (Lippolis et al. 2002).

Některé důkazy naznačují, že také u potkanů pravá hemisféra ovládá strachové reakce – léze různých typů, včetně infarktu, v pravé hemisféře zvyšují aktivitu v otevřeném poli (Robinson 1985). Pravděpodobně proto, že strachová odpověď ztuhnutí je potlačována (Vallortigara & Rogers 2005).

Dalším pozorovaným druhem jsou koně. Byla sledována reakce koní na přiblížení se člověka s náhle otevřeným deštníkem. Pokud se člověk přiblížil z levé strany, tak úleková a útěková reakce koně byla mnohem větší, než pokud se přiblížil ze strany pravé (Austin & Rogers 2007).

Pravá hemisféra obsahuje kontrolní systém pro neočekávané události a tato funkční specializace je zjevnou součástí vnitřní dynamiky mozku, dokonce i bez vnější stimulace (Fox et al. 2006). Součástí aspektu této funkce je, že pravá hemisféra má dominantní kontrolu nad endokrinní soustavou, hlavně nad osou hypotalamus – hypofýza - nadledviny (Wittling & Pflüger 1990) a též nad srdeční frekvencí a krevním tlakem (Wittling et al. 1998).

Bylo zjištěno, že psi vrtí ocasem s vyšší amplitudou doleva, pokud čelí neznámé situaci, například setkání s neznámým dominantním psem. Tento jev poukazuje na aktivaci pravé mozkové hemisféry (Quaranta et al. 2007).

U koní byla sledována korelace mezi jejich emočním stavem a tendencí využívat levé oko při konfrontaci s novými objekty. Více emotivní koně si udržovali nový objekt delší dobu ve svém levém zorném poli, které je ovládáno pravou hemisférou. Také bylo prokázáno, že koně inklinují k využívání levého zorného pole při pohledu na negativní předměty. Diskutuje se tedy možná role pravé hemisféry při zpracování negativních emočních odpovědí (De Boyer Des Roches et al. 2008).

O zpracování emocí byly prováděny výzkumy i u lidí. Bylo zjištěno, že pravá hemisféra je dominantní v ovládní silných emocí, zejména nepřátelství a agrese, to potvrzují zvýšená úroveň průtoku krve a vyšší nervová aktivita v oblasti pravé hemisféry v průběhu projevu těchto emocí (Rogers 2010).

Kromě rychlého rozpoznání dravce, nejvýznamnějším podnětem, na který ranní obratlovci museli umět rychle reagovat, bylo setkávání s jedinci vlastního druhu. U ryb a ptáků pravá hemisféra rozpoznává sociální společníky a monitoruje sociální chování, které by mohlo vyžadovat okamžitou reakci.

Proto role pravé hemisféry v rozpoznávání tváří musí vycházet ze schopnosti relativně ranných obratlovců, rozeznat vizuální vzhled dalších jedinců svého druhu. Neurovědci

nedávno u lidí poznali, že pravá hemisféra se specializuje na rozpoznávání obličeje (MacNeilage et al. 2009).

Výzkumy o vizuální lateralitě zdůrazňují klíčovou roli, kterou hraje pravá hemisféra v procesu rozpoznání dobře známých sociálních a nesociálních signálů u mnoha druhů obratlovců (Basile et al. 2009a) – například u kuřat (Vallortigara & Andrew 1991) nebo ryb (Sovrano 2004).

V souhrnu je tedy pravá hemisféra uzpůsobena pro rychlé, druhově typické reakce. Celkově se pravá hemisféra soustřeďuje na vlastnosti prostorového uspořádání (Vallortigara & Rogers 2005), sleduje celkový pohled, ale unikají jí detaily (MacNeilage et al. 2009).

Mezi hlavní známé funkce pravé hemisféry patří: detekce predátora a následný útěk, neurochemické změny vlivem stresu z predátora, strach, agrese, námluvy a kopulační chování, vyjadřování intenzivních emocí, rozpoznávání obličejů, poznání jednotlivých specifíků, prostorové vnímání, pozornost pro globální problémy (Vallortigara & Rogers 2005).

3.1.5 Jednotlivé typy laterality

3.1.5.1 Strukturální lateralizace

Ve srovnání s motorickou a senzoricou lateralizací získává strukturální lateralizace nejméně vědecké pozornosti. Strukturální asymetrie je patrná na umístění některých vnitřních orgánů, například srdce (Tomkins et al. 2012b), nebo také plic, žaludku a jater. Asymetrické umístění je pravděpodobně výhodné z hlediska efektivnějšího umístění, obalení vnějšími vrstvami a možná má vliv i na samotné funkce jednotlivých orgánů (Corballis 2009).

Strukturální asymetrii můžeme pozorovat i v utváření samotného mozku. Nedávné výzkumy zabývající se strukturální asymetrií v lidské mozkové kůře ukazují, že se jedná o rozsáhlý, i když zatím příliš neprobádaný jev.

U relativně velkého vzorku zdravých dospělých lidí byla zdokumentována významná strukturální asymetrie ve většině oblastí mozkové kůry, a to ať byla měřena povrchová plocha, kortikální tloušťka nebo lokální zvrásnění. Ukazuje se, že mozková strukturální variabilita není náhodná a naopak by mohla hrát důležitou roli při pochopení biologického základu hemisferické asymetrie (Chiarello et al. 2016).

Dalším ukazatelem asymetrie, který se v poslední době stal důležitým ve výzkumu lateralizace, je směr vlasových nebo chlupových vírů (Jansen et al. 2007). Chlupové víry jsou rysem srsti a slouží jako vizuální indikátor strukturální lateralizace. Asociace mezi chlupovými víry a rozvojem mozku odráží běžný embryonální ektodermální původ sdílený mezi kůží a nervovým systémem. Souvislost mezi chlupovými víry a lateralizací ovšem nebyla pozorována jen u psů (Tomkins et al. 2012a), ale i u lidí (Jansen et al. 2007) či koní (Murphy & Arkins 2008).

Vzhledem k tomu, že chlupové víry nejsou ovlivněny postembryonálním vývojem nebo lidským zásahem, potenciálně mohou fungovat jako vnější indikátor funkční lateralizace mozku. Kromě toho některé vlastnosti vírů (přítomnost a směr) jsou binárními výstupy, na rozdíl od motorických a senzoricích výstupů.

Většinou zvířata klasifikujeme jako pravostranná, levostranná nebo oboustranná, právě podle motorické lateralizace. Avšak binární přesnost chlupových vírů by mohla nabídnout přesvědčivější nástroj ke stanovení stranové lateralizace u zvířat (Tomkins et al. 2012b).

Nejčastěji jsou chlupové víry zkoumány u psů. Důvodem je, že výcvik psů, kteří se dále uplatňují jako policejní nebo vodící, je poměrně drahý, a tak časný výběr jedinců, kteří mají nejvyšší pravděpodobnost výcvik úspěšně dokončit, je pro tuto odvětví velmi atraktivní (Tomkins et al. 2012b). Analýza chlupových vírů, obzvláště hrudního, by mohla potenciálně sloužit jako časný ukazatel vhodnosti jedince pro danou práci. Psi by mohli být podle vírů rozřazeni již před osmým týdnem věku.

Výběrem psů s hrudním chlupovým vírem v proti směru hodinových ručiček, by se pravděpodobnost úspěšného dokončení výcviku a zařazení do práce výrazně zvýšila, čímž by se snížily náklady na výcvik kvalifikovaného psa. Pokud by se tato zkouška strukturální lateralitativy použila ve spojení s testy motorické a senzorické lateralitativy, vedlo by to k výběru 10% jedinců z celkové populace mladých psů. Ovšem tito jedinci by měli pravděpodobnost, že úspěšně projdou výcvikovým procesem, celých 83,3% (Tomkins et al. 2012a). Oproti současnému stavu, kdy výcvik na vodícího psa úspěšně dokončí jen 50% jedinců (Ennik et al. 2006).

3.1.5.2 Funkční lateralizace

Mozková lateralizace se týká funkční a anatomické specializace mozkových hemisfér. Funkční mozková asymetrie je definována jako specializace mozkových hemisfér za účelem řízení určitých motorických funkcí organismu (Salgirli Demirbas et al. 2019). Asymetrie v chování vykazované ptáky, rybami, obojživelníky, hlodavci a primáty poskytuje silný argument, že funkční lateralizace je univerzální a evolučně starodávnou vlastností mozku obratlovců (Bisazza et al. 1998).

3.1.5.2.1 Motorická lateralizace

Motorická lateralizace popisuje preferenční využití jedné končetiny nebo strany těla oproti druhé při plnění různých úkolů. Napříč zvířecími druhy je motorická lateralizace nejčastěji sledována u rotačních pohybů, u směrového pohybu ocasu s různě velkými amplitudami na určitou stranu a s různou frekvencí daného pohybu nebo u preferenčního využívání jedné končetiny oproti končetině druhé (Tomkins et al. 2010).

Praváctví/leváctví (*Handedness*) je silně asymetrický projev chování u lidí, kdy významně převládají praváci – jedná se o přibližně 90% populace (Tommasi 2009). Je zajímavé, že se jedná o tak vysoké procento. Jednou z možností proč tomu tak je, je skupinový tlak vyvíjený na shodu v lateralizovaných funkcích.

V lidských společnostech jsou vyráběné předměty často konstruovány pro pohodlí pravorukých uživatelů a naopak hůře uchopitelné pro leváky – mezi tyto věci patří například nůžky, knihy, hudební nástroje nebo dokonce i umístění klik u dveří. Konvence vyžaduje, abychom si při pozdravu potřásali pravou rukou (Corballis 2009).

Dále je zajímavé, podívat se na otázku leváctví. Jaké náklady a přínosy ovlivňují jeho zachování a frekvenci v lidské populaci? Evoluční historie a geografická variabilita v četnosti

lidí preferujících levou ruku ukazují, že nízkou frekvenci leváků lze vysvětlit pomocí výhod i nákladů.

Výhodou je skutečnost, že daný jedinec se tak stával v boji nepředvídatelný. V populaci většinových praváků se choval naopak, tedy neočekávatelně. S tím ale souvisí i náklady, tj. že v řadě případů se nejedná jen o výhodu, ale v důsledku odlišnosti od většiny, přichází řada zdravotních problémů, zahrnujících hlavně zranění (Llaurens et al. 2009).

Preferenční využívání jedné končetiny bylo jako první pozorováno u lidí. Díky bipední chůzi jsou horní končetiny uvolněny a výrazně zapojeny do lokomoce. Tím, že s nimi lidé mohou více manipulovat, využívat je k různým činnostem a projevovat tak navenek prostřednictvím rukou mozkovou asymetrii, stává se tato asymetrie u lidí viditelnější než u dalších zvířat (Corballis 2009).

Člověku nejpříbuznější jsou další druhy primátů, a tedy mezi nimi probíhá mnoho výzkumů. Hopkins s kolegy se zaměřil na šimpanze. U šimpanzů žijících v zajetí odhalili preferenci pravé ruky na úrovni populace. Tato preference byla pozorována jen u některých činnostech, jako je získávání arašídového másla ze skleněné trubičky (Hopkins 1996), využívání kovadliny (Hopkins et al. 2007), používání komunikačních gest (Hopkins & Leavens 1998) nebo házení předmětů (Hopkins et al. 2005).

Výskyt pravorukosti u šimpanzů z této studie vychází průměrně přibližně na 65%, což je podstatně méně, než jak je tomu u lidí. Tyto odhady však mohou být spíše orientační, neboť v rámci každého druhu se preference rukou liší podle daného úkolu a i úkoly samotné jsou druhově specifické a nelze tak dva druhy plně srovnávat. Jedním ze společných úkolů při testech pro oba druhy – lidi i šimpanze, je házení. A podíl šimpanzů házejících pravou rukou je vyšší, než u jiných úkolů (Hopkins et al. 2005).

Motorická lateralizace je také často pozorována u ptáků. Většina druhů papoušků vykazuje silnou preferenci levé nohy při zvedání předmětů a podíl levonohých papoušků v populaci je téměř 90%. Tudíž se jedná o srovnatelný jev s lidským praváctvím (Rogers 1980).

Během dostihů se koně pohybují cvalem – asymetrickým krokem, kdy levá zadní noha dopadne na zem jako první (při cvalu na pravou ruku), nebo pravá zadní noha dopadne na zem jako první (cval na levou ruku). Williams a Norris se ve své studii zabývají preferencí cvalu na jednu stranu u dostihových koní. Ukazují, že dostihoví koně dávají přednost cvalu na jednu určitou stranu.

U anglických plnokrevníků, arabských koní a amerických quarter horse bylo zjištěno, že 90% jedinců dává přednost cvalu na pravou ruku, zatímco jen 10% cválá raději na levou ruku. Testy v této studii byly několikrát opakovány a ukázalo se, že každý jednotlivý dostihový kůň trvale upřednostňoval jednu stranu před druhou (Williams & Norris 2007).

Lateralizace rotačních pohybů se projevuje na úrovni celého těla nebo jeho částí, opět ji můžeme rozdělit a pozorovat buď na individuální nebo populační úrovni. Lateralizace rotačních pohybů celého těla se u suchozemských savců projevuje zejména v horizontální rovině, kdy se celé tělo otáčí kolem vertikální osy těla. U létajících a vodních savců, kteří se pohybují ve 3D prostředí, může být rotace lateralizována i ve transverzální rovině těla, tedy okolo podélné osy těla, např. u kytovců (MacNeilage 2013).

Oblíbeným zvířetem pro jakékoliv pokusy, laterality rotačních pohybů nevyjímaje, jsou potkani. Při výzkumu u laboratorních potkanů, kteří byli individuálně umístěni ve válkách

o průměru 30cm, byla zaznamenána spontánní rotace těla, přičemž naprostá většina zvířat – 90% - vykazovala individuální lateralitu. Někteří jedinci se významně častěji otáčeli nalevo a jiní napravo (Glick & Cox 1978). V dalším výzkumu zaměřeným na potkany se individuální preference v rotaci na určitou stranu projevila během plavání, prozkoumávání volného prostoru a při sestupování dolů z překážky (Noonan & Axelrod 1989).

Pozorování delfinů v zajetí umístěných v bazénu ukázalo, že delfini vykazují stereotypní plavání v kruzích. Většina delfinů (84,6%) vykazovala vysoce konzistentní směr plavání v kruzích proti směru hodinových ručiček. Většina jedinců měla preferenci daného směru natolik silnou, že odolávala manipulaci s prostředím a pokud byli v bazénu sami, tak ani jednou nevykázali opačnou rotaci. Pouze sociální interakce byly schopny změnit směr kroužení (Sobel et al. 1994).

Lateralizace pohybu ocasu byla sledována u tří druhů nehumánních primátů pocházejících z Ameriky – kotulů, chápanů a vřešťanů. Různé druhy savců, včetně právě primátů, ovíjejí ocasy kolem svého těla jako prostředek termoregulace a z důvodu pohodlí při odpočinku nebo spánku. Přijetí takové klidové polohy vyžaduje, aby zvíře posunulo ocas buď doprava, nebo doleva od středové linie těla a tím pádem provedlo lateralizované chování.

Z pozorování výše zmíněných druhů primátů vyplývá, že kotulové a chápani vykazují významně vysokou lateralizaci stranové orientace ocasu drženého u těla při odpočinku na individuální úrovni, ovšem lateralizace tohoto chování na úrovni populace nebyla prokázána. Dalším výsledkem výzkumu bylo zjištění ukazující nedostatečně výraznou korelaci mezi preferovanou stranovou pozicí ocasu podél těla a upřednostňovanou rukou při plnění jednoduchých úkolů (Laska & Tutsch 2000).

3.1.5.2.2 Senzorická lateralita

Asymetrie ve zpracování senzorických informací dvěma mozkovými hemisférami je zkoumána u holuba (*Columba livia*), který byl využit jako modelový systém hemisférické lateralizace vizuálních schopností. U holubů, stejně jako u všech druhů ptáků, jsou optické nervy zcela odděleny na úrovni překřížení. To znamená, že vizuální vstup z každého oka je víceméně zcela zpracován protilehlou hemisférou (Valencia-Alfonso et al. 2009).

Güntürkün a jeho tým studovali úspěšnost výběru zrn ze směsi obilí a šterku u holubů, druhu, u něhož je pro zpracování vizuálních objektů dominantní levá polokoule. Ptáci prováděli úkol pod levým okem, pravým okem nebo za podmínek binokulárního vidění. U většiny jedinců bylo vidění pravým okem efektivnější než vidění levým okem, a výkon u binokulárního vidění byl vyšší než u každé monokulární úrovně samostatně.

Absolutní rozdíl mezi plněním úkolu pod levým a pravým okem byl definován jako míra stupně vizuální asymetrie. Zvířata s vyšší asymetrií byla úspěšnější v rozlišování zrn od šterku za binokulárních podmínek. To ukazuje, že zvýšení vizuální asymetrie zvyšuje úspěšnost ve vizuálně řízeném hledání potravy. Je možné, že asymetrie vizuálního systému holuba zvyšuje rychlost výpočetního výkonu při procesu rozpoznávání objektů díky soustředění těchto procesů do jedné polokoule, zatímco brání druhé straně mozku zahájit konflikt vyhledáváním vlastní odpovědní sekvence (Gunturkun et al. 2000).

Oblíbeným modelovým organismem pro zkoumání vizuální laterality jsou i kuřata. Známa je studie Lesley Rogers. Pro svou studii si vybrala právě kuřata, protože u nich jsme

schopni manipulovat s jejich lateralizací vizuálních úkolů vystavením vejce 3dny před vylíhnutím zvýšenému osvětlení (Rogers 1990).

Světelná expozice vede k rozvoji lateralizace některých vizuálních funkcí a generuje asymetrii ve výstupu vizuální projekce z thalamu do předního mozku (Rogers & Deng 1999), protože embrya v pozdním stádiu před vylíhnutím z vejce jsou ve vejci natočena tak, že si zakrývají své levé oko a naopak pravé je vystaveno působení světla.

Vylíhlá kuřata, která byla v posledních dnech inkubace vystavena světlu, dokáží odlišit zrno od rušivého pozadí drobných oblázků, pokud jsou testována monokulárně se zaměřením na jejich pravé oko. Pokud se zaměříme na levé oko, tak zjistíme, že toto nedokáží. Zatímco kuřata vylíhnutá z vajec inkubovaných v naprosté tmě nejsou tímto způsobem lateralizována vůbec (Rogers 1990).

Stejným způsobem dochází k lateralizaci útočných reakcí. Kuřata vystavená světlu před vylíhnutím, vykazují zvýšenou úroveň útoku po léčbě testosteronem, za předpokladu, že využívají své levé oko, při využití pravého oka se toto neděje. Tato lateralizace opět není u kuřat přítomna, pokud jsou inkubována ve tmě (Rogers et al. 1985).

Světelná expozice také generuje výhodu levého oka v latenci k detekci dravce, což opět není přítomno v kuřatech inkubovaných ve tmě (Rogers 2000). Proto kuřata vystavená těsně před vylíhnutím světlu, mají silnější lateralizaci vizuálních informací, než ty kuřata, která byla inkubována ve tmě (Rogers et al. 2004).

Vizuální lateralizace je oblíbeným tématem i u koní. Austin a Rogers ve své práci zkoumali reaktivitu koní na nový podnět prezentovaný v levém zorném poli ve srovnání s pravým zorným polem. Také se zabývali směrem únikového otáčení, když byl podnět prezentován binokulárně.

Bylo zjištěno, že koně, kteří byli prvně testováni na levé straně a až poté na pravé, vykazovali větší reaktivitu právě pro levou stranu. Zatímco koně testovaní nejprve na pravé straně nevykazovali žádný rozdíl v reaktivitě. Tento jev je vysvětlován tím, že levá hemisféra inhibuje odezvu úleku a tím umožňuje koni zjistit, že podnět nepředstavuje hrozbu, a tato informace je pak přenesena i na pravou hemisféru. Pokud byl podnět koni ukázán v binokulárním zorném poli, bylo pozorováno, že když se koně otočili a utíkali doprava, tak úteková vzdálenost byla delší, než pokud se otočili a rozeběhli doleva (Austin & Rogers 2007).

Senzorická lateralita nejčastěji zahrnuje výzkumy týkající se vizuálního systému. Ovšem další podstatnou součástí je lateralizace týkající se sluchových podnětů. O té se zmiňuji v další kapitole s názvem „Emoční lateralita“. Celkově emoční lateralita je úzce propojena se všemi dalšími typy laterality, obzvláště pak se senzorickou, neboť veškeré informace, které mozek přijímá, mají pro daného jedince i určitou emoční hodnotu – pozitivní, neutrální nebo negativní.

3.1.5.2.3 Emoční lateralita

Po desetiletích výzkumů stále zůstává nejasné, zda dochází k emoční lateralizaci, protože jedna hemisféra je dominantní pro zpracování emočního obsahu podnětů, nebo zda emocionální stimuly aktivují lateralizovanou síť mezi oběma hemisférami spojenou se subjektivním emocionálním zážitkem (Hausmann et al. 2016).

Asymetrické zpracování emocí je nejvíce zpracováno u lidí a získané poznatky vedly ke vzniku dvou dominantních teorií: „Teorii pravé hemisféry“ a „Teorii valence“ (Basile et al. 2009b).

Teorie pravé hemisféry hájí převahu – dominanci pravé hemisféry ve zpracování stimulů s vysokou emoční hodnotou (Harrington 1995; Basile et al. 2009b). Teorie pravé hemisféry pochází z klinických pozorování pacientů s jednostranným poškozením buď pravé nebo levé hemisféry. Pozorování ukázala, že pravá hemisféra je lepší pro vyjádření a vnímání emocí, bez ohledu na emocionální váhu (Borod et al. 1998).

Teorii valence hájí spíše různé důsledky levé a pravé hemisféry na zpracování podnětů v závislosti na jejich emoční hodnotě. Tato teorie říká, že pozitivní emoční podněty jsou preferenčně zpracovány v levé hemisféře, zatímco pravá hemisféra se specializuje na zpracování negativních emocí (Basile et al. 2009b).

Valenční model lateralizace emocí je také založen na souboru studií poškození mozku, ale zakládá se na jiných datech, ze kterých vyplývá, že poškození levého frontálního laloku pravděpodobně vyvolává negativní – depresivní emoční stavy. Naproti tomu pacienti, u kterých se rozvinuly pozitivní – manické emoční stavy, s větší pravděpodobností trpěli poruchami pravé hemisféry (Davidson 1990).

Existuje studie, která zkoumá vliv emocí na lateralitu prostřednictvím sluchové modality u nehumánních primátů, konkrétně u druhu Maki trpasličí. Tato práce ukázala, že zkoumaná lateralizace je zčásti závislá na pohlaví, neboť u samců se projevila, ale u samic nikoliv. Samci pomocí pravého ucha – levé hemisféry – zpracovávali druhově specifické volání s negativní emoční hodnotou, zatímco volání s pozitivní hodnotou nevyvolávalo žádnou asymetrii (Scheumann & Zimmermann 2008).

Pozorování u Maki trpasličího tedy neověřilo žádnou z výše zmíněných teorií (Basile et al. 2009b). Proto tyto teorie zůstávají pouze teoriemi, neboť některé výzkumy je potvrzují (Graves & Potter 1988; Siniscalchi et al. 2008), jiné s nimi souhlasí z části (Corballis 2009) a některé, jako v případě Maki trpasličího, je spíše vyvrací (Scheumann & Zimmermann 2008).

Nicméně pravá hemisféra se pravděpodobně zaměřuje na negativní emoce. Existují důkazy o tom, že u řady druhů je více specializovaná na agresivní chování. Ku příkladu pravoručí boxeři obvykle udržují postoj, ve kterém se jejich protivníci nacházejí v jejich levém zorném poli. K tomu dochází nejspíše proto, že tak podněcují a využívají agresii ve své pravé hemisféře, ovšem zároveň tím získávají větší prostor pro hybnost silnější pravé ruky (Corballis 2009).

Emoční vyjádření se dá sledovat i na ústech. Kosmani otevírají více pravou stranu úst, pokud vydávají zvuky sloužící k sociálnímu kontaktu, což naznačuje levou mozkovou dominanci. Naopak otevírají levou stranu úst, pokud vyjadřují strach, což ukazuje na pravou mozkovou dominanci emocí (Hook-Costigan & Rogers 1998).

Tato zjištění o mimice byla nalezena i u lidí, kdy pravá strana úst je výrazněji více používána pro řeč a levá strana více vyjadřuje emocionální výraz (Graves & Potter 1988). Tyto asymetrie jsou patrné již u 5-12ti měsíčních miminek, která více otevírají pravou stranu úst při žvatlání a levou stranu úst, když se usmívají, tedy když vyjadřují emoce (Holowka & Petitto 2002).

Důkaz, že pravá hemisféra se zaměřuje na intenzivní emoce, byl objeven i ve studiích zaměřených na zpracování sluchových podnětů různými hemisférami u psů. Siniscalchi a jeho kolegové vystavili psy v domácím prostředí čtyřem různým nahrávkám. Tři představovaly různé typy psí vokalizace – štěkání psa v reakci na cizí klepání na dveře, psí vytí v případě izolování psa a štěkot v průběhu hry mezi psy, čtvrtým záznamem byl zvuk hromu.

Výsledkem bylo, že psi otočili hlavu doprava v reakci na vokalizaci ostatních psů a doleva v reakci na zvuk bouřky. Pravděpodobně to tedy znamená, že aktivace pravé hemisféry je spojena s reakcí na nové podněty a s vyjádřením intenzivních emocí jako je například agresivita, strach a únikové chování (Siniscalchi et al. 2008).

Podobný výzkum učinila i Reinholz-Trojan se svými spolupracovníky. Na rozdíl od předchozí studie, prováděli pokusy v laboratorním prostředí a využili jiné zvukové stimuly – kočičí mňoukání, směs štěkotu jiných psů, povel „sedni“ pronesený člověkem, a neutrální slovo „vír“ opět pronesené člověkem.

Slovo „vír“, jenž nemá pro psa žádný význam ani emoční hodnotu, nezbudilo dle očekávání žádnou konkrétní lateralizovanou reakci a bylo ignorováno. Reakce psů na kočičí mňoukání ukázala významnou lateralizaci s dominantním pohybem hlavy doleva, což naznačuje aktivaci pravé mozkové hemisféry, která může souviset s vyvoláním silných emocí v reakci na tento podnět.

Ovšem na rozdíl od předcházejícího výzkumu, reagovali psi na štěkání jiných psů mnohem častěji otočením hlavy doleva, což naznačuje aktivaci pravé mozkové polokoule, pravděpodobně opět v souvislosti s emocionálním významem stimulu. Příkaz „sedni“ vyvolával orientační reakci, ale nedošlo k žádné významné lateralizaci tohoto pohybu (Reinholz-Trojan et al. 2012).

3.1.6 Lateralita u koní

Lateralizované chování bylo popsáno jak u koní domácích v chovech (Basile et al. 2009a), tak i u feralizovaných koní domácích (Austin & Rogers 2012) a u jediného divokého druhu koní – koně Převalského (Austin & Rogers 2014).

3.1.6.1 Motorická lateralita – přednostní využití jedné končetiny

U feralizovaných koní se projevuje preference jedné či druhé končetiny, kdy umísťují jednu přední končetinu před druhou při pasení. Nebyla objevena žádná populační preference přední končetiny, což naznačuje, že preference končetin u domácích koní může být ovlivněna soužitím s člověkem. Nicméně na individuální úrovni byla lateralizace preferenčního využívání jedné končetiny objevena.

Bylo zjištěno, že u mladých koní je preference jednotlivých končetin silnější, než u dospělých koní, u kterých preference končetin mohou být změněny zraním nebo zkušenostmi v přirozeném prostředí (Austin & Rogers 2012). Tedy u feralizovaných koní dochází k opačnému jevu, než u koní domácích, u kterých se naopak věkem preferenčního využití jedné přední končetiny upevňuje a posiluje (McGreevy & Rogers 2005).

U feralizovaných koní domácích je silnější preference končetin významně spojena se zvýšenou pozorností na okolní životní prostředí, ale pouze u mladých jedinců. Vliv pohlaví na lateralizaci nebyl prokázán (Austin & Rogers 2012).

Větší zatížení jedné přední končetiny během pasení bylo pozorováno i u domácích koní – konkrétně u anglického plnokrevníka. Výsledky koně rozdělily do tří skupin – na ty, kteří mají předkročenou vpřed pravou přední končetinu, levou přední končetinu nebo se u nich asymetrie neobjevuje a končetiny pravidelně střídají.

Ukázalo se, že nejvíce koní se přednostně při pasení opírá o levou přední končetinu. Tato populační lateralizace byla zjevná hlavně u starších koní, ale i mezi netrénovanými hříbaty byla levá přední končetina preferována častěji než pravá. To, že u starších koní je lateralizace výraznější lze interpretovat jako důsledek dvou faktorů: někteří všestranní koně se během života naučí více využívat jednu stranu a ti, kteří již přednostně jednu končetinu využívali jako mladí, během života ještě navýší tuto stranovou zaujatost (McGreevy & Rogers 2005).

Nicméně zdá se, že preferenční větší zatížení jedné končetiny během pasení, se objevuje v závislosti na plemeni. U anglického plnokrevníka a amerického klusáka je přednostně předkročena levá noha před pravou, ale u plemene quarter horse nebyla zjištěna žádná asymetrie. Srovnání anglického plnokrevníka a amerického klusáka s quarter horse by mohlo naznačovat, že jejich trénink nebo primární výběr jedinců do chovu (nebo obojí) má vliv na motorickou zaujatost (McGreevy & Thomson 2006).

K pozorování preferenčního využití jedné končetiny během pobytu koní na pastvině, využili Warren-Smith a McGreevy pedometry. Ve své práci uvádí, že u některých koní se výrazně projevuje větší počet pohybů levou končetinou než pravou, a že u daných jedinců byla významná preference levé nohy pozorována každý den studie (Warren-Smith & McGreevy 2010).

Murphy a jeho kolegové se zaměřili ve svém výzkumu na detekci preferované přední končetiny, při vykročení koně z místa buď krokem, nebo klusem. Zjistili, že 52,5% koní vykročí pravou přední končetinou a 40% vykročí končetinou levou. Pouhých 7,5% koní nemá vyhraněnou preferenci a nohy při vykročení střídá. Koně byli během experimentu pozorováni při samostatném ranním vypouštění na pastvinu, kdy nebyli vedeni člověkem, aby jim nemohli být ovlivněni (Murphy et al. 2005).

3.1.6.2 Smyslová lateralita – čichová lateralizace

Mimo vizuální lateralizaci, která je pozorována častěji, je předmětem výzkumů i čichová lateralizace. Koním se představil silný podnět – hřebčí exkrementy, a zaznamenávalo se, kterou nozdru při přičichnutí použijí jako první. Ukázalo se, že většina koní použije jako první pravou nozdru, toto je obzvláště výrazné u koní mladších 4 let.

Druhým sledovaným jevem bylo množství vdechnutí daného pachu. Zde s věkem počet vdechnutí klesal. Tento pokles by mohl naznačovat, že významnost daného pachu je pro starší jedince nižší. Naopak mladí koně, především hřebci, mohou mít ke kontrole hřebčího exkrementu konkurenční důvody.

V případě klisen se ukázalo, že větší pozornost čichovému podnětu věnovaly březí klisny oproti klisnám, které nebyly gravidní. To můžeme vysvětlit tím, březí klisna se snaží vyhýbat cizím hřebcům, kteří nejsou otcem jejího hříběte, z důvodů potenciální infanticidy.

Zároveň byl sledován vztah mezi touto senzoricou, čichovou lateralitou a motorickou lateralitou v podobě preference končetiny. Ukázalo se, že nebyl nalezen žádný významný

vztah mezi těmito dvěma typy lateralizace, z čehož vyplývá, že lateralizace koňského mozku nastává minimálně na dvou úrovních nervového uspořádání – na úrovni sensorické a motorické (McGreevy & Rogers 2005).

3.1.6.3 Lateralita u koně Převalského

Další výzkum se zaměřuje na koně divoké – na koně Převalské. Bylo u nich nalezeno významné preferenční využití levého oka a celkově levé strany těla v agonistických interakcích uvnitř harémových pásem a v hřebčích soubojích. Až 80% koní bylo významně lateralizováno v útočných reakcích.

Zároveň byla pozorována citlivost pozornosti na okolí, hlavně na nové podněty nutící koně k zamyšlení, zda se jedná o nebezpečí či nikoliv. Koně častěji zvedali hlavu od pasení směrem na levou stranu. Tyto výsledky naznačují specializaci pravé hemisféry na kontrolu agresivity a reaktivity na nové podněty (Austin & Rogers 2014).

3.2 Učení

Murphy a Arkins na základě starších publikací popisují učení jako změny v chování zvířat vyplývající ze zkušenosti s určitým stavem nebo souborem okolností (Murphy & Arkins 2007). Učení představuje změnu interní behaviorální organizace jakéhokoli živočišného druhu, ovšem proces učení závisí na posílení vlastností nebo zkušeností daného druhu s prostředím, ve kterém žijí (Domjan 1993).

Navíc učení se vyskytuje ve dvou základních formách, lze jej popsat jako aktivní nebo pasivní a konkrétní pracovní popisy při práci se zvířaty se v popisu, co to učení vlastně je, od sebe mírně liší. V každém případě, ať se jedná o proces pasivního nebo aktivního učení, vždy se učení vztahuje k určité zkušenosti (Murphy & Arkins 2007).

U aktivního učení je klíčové aktivní zapojení jedince do procesu učení. Nové podněty v něm vyvolávají zvědavost, zájem, díky čemuž bude dosahovat při tréninku lepších výkonů (Settles 2009). Naopak pasivní učení je spíše o chycení, než učení nových poznatků. Obvykle je bez větší námahy, principem je reakce jedince na různé okolnosti, kdy se učí pomocí zpětné vazby, kterou jeho reakce vyvolala. Jedinec se stává spíše pozorovatelem a snaží se ve svém životě najít cestu nejmenšího odporu (Krugman & Hartley 1970).

Kůň se vyvinul během domestikace tak, že se musel přizpůsobit člověku a novému prostředí, které mu člověk nabídl k životu (Price 1999). Jednou z nejdůležitějších věcí, kterou se kůň v zajetí musel naučit, je porozumění signálům vysílaných člověkem. Tím koně značně rozšířili své kognitivní schopnosti (Goodwin 1999).

Existuje celá řada faktorů, které mohou ovlivnit schopnosti učení koně. Mezi tyto faktory patří pohlaví, plemeno, společenské postavení a genotyp (Murphy et al. 2004). Jako další faktory významně ovlivňující rozvinutí chápání, se řadí životní prostředí koní, zacházení s nimi ze strany člověka, samotné zkušenosti koní, které sbírají po celý život, pohoda a splnění všech jejich potřeb (Brubaker & Udell 2016).

Samotný psychický stav koně je velmi důležitý pro jeho schopnost učení a pro vztah s člověkem (Rivera et al. 2002). Strach a stres snižují efektivitu učení (Moberg & Mench 2000). Ze studie porovnávající mladé koně chované na pastvině nebo v boxovém ustájení vychází, že koně ustájení v boxech měli tendenci vyžadovat více času na dokončení celého

počátečního tréninkového výcviku. Naopak koně z pastviny inklinovali k rychlejšímu dokončení tréninkového procesu (Rivera et al. 2002).

Další výzkum se zaměřil na ovlivnění schopnosti učení pomocí četnosti a pravidelnosti tréninku. Z výsledku vyplývá, že koně, kteří jsou trénováni každý den, se učí rychleji a dělají méně chyb, než koně, kteří jsou cvičeni méně často a v nepravidelných intervalech (Kusunose & Yamanobe 2002).

McGreevy uvádí, že existují dvě hlavní kategorie učení – neasociativní a asociativní. Neasociativní učení zahrnuje jediný stimul, který lze buď habituovat nebo senzibilovat. Asociativní učení zahrnuje vztah nejméně mezi dvěma podněty a řadíme sem hlavně klasické (Pavlovské) nebo operativní podmiňování (McGreevy 2007).

Z psychologického hlediska je obecně přijímáno, že učení sestává z několika dílčích částí. Celý proces tedy zahrnuje: vystavení podnětu, získání odezvy v chování, plynulost, zobecnění a udržení naučené reakce s trvalou spolehlivostí i při jiných situacích (Murphy & Arkins 2007).

3.2.1 Učení a paměť

I když je obecně přijímáno, že paměť je funkcí kódovaných neuronových spojení, dosud neexistuje všeobecně akceptovaný model toho, jak konkrétně paměť funguje (Schacter 1996). U koní bylo zdokumentováno mnoho příkladů vynikající paměti a schopnosti vzpomínek. Zdá se však, že rozsah paměti lze snadno považovat za samozřejmost, a že předpoklady ohledně paměti u koní jsou často vytvářeny, aniž bychom pro ně měli základní vědecké podklady. Opravdu bychom u zvířat jen stěží hledali chování, které do jisté míry není ovlivněno pamětí (Nicol 2002).

Domestikovaní koně dokáží pochopit význam různých lidských gest (Proops et al. 2010) a jsou schopni rozlišit, zda je člověk pozorný nebo nesoustředěný (Krueger et al. 2011). U koní existují doklady o dlouhodobé a konceptuální paměti (Hanggi & Ingersoll 2009). Koně si také mohou tvořit na základě zkušeností trvalé pozitivní nebo negativní vzpomínky na člověka, což ovlivňuje všechnu budoucí interakci mezi koněm a člověkem (Fureix et al. 2009; Sankey et al. 2010a).

Paměť koní dokáže zajistit stálost reakcí koně na určitou osobu. Zjevně jsou schopni rozpoznat své sociální protějšky (Sankey et al. 2010b). Koně mají schopnost rozlišovat mezi známými a neznámými lidmi, když je slyší (Sankey et al. 2011) nebo vidí (Krueger et al. 2011) a dokonce dokáží rozlišovat i mezi lidskými tvářemi na fotografiích (Stone 2010).

Studie, kterou provedli Lampe a Andre ukázala, že koně jsou schopni intermodálního rozpoznávání známých lidí. To prokázali pomocí testu, ve kterém koně dokázali rozlišit mezi hlasy známého a neznámého člověka, aniž by konkrétní osobu mohli ve stejnou chvíli vidět nebo cítit. Test byl proveden i obráceně – koně byli schopni rozeznat stejnou osobu i tehdy, pokud ji mohli vidět a cítit, ale nemohli ji slyšet (Lampe & Andre 2012).

Oproti zprávám o celkově vynikající paměti u koní se objevují výsledky výzkumů krátkodobé prostorové paměti, které ukazují, že koně mohou mít v krátkém intervalu omezenou schopnost si vzpomenout. Konkrétně by koně mohli postrádat prospektivní typ paměti – umožňující zapamatovat si provedení zamýšlených akcí v budoucnosti, zejména v souvislosti s časovým zpožděním v průběhu působení podnětu (McLean 2004).

Několik jiných druhů ptáků, primátů a delfínů naopak vykazuje schopnost zabývat se úkoly i s časovým zpožděním. V experimentálních podmínkách to bylo prokázáno zejména u holubů (Hope & Santi 2004). Dalším příkladem jsou kozy, které byly úspěšně trénovány v rozlišení vizuálních podnětů v úkolech se zpožděnou odpovědí (Baldwin 1979).

Je pravděpodobné, že optimální metoda pro udržení mozku koně aktivně zapojeného do procesu učení a zapamatování, je poskytnout zvířeti různorodé prostředí a aktivity. Existují neoficiální důkazy naznačující, že pro plné využití schopností učení a zapamatování vyžadují koně aktivní učení. Koně, kteří se učí v pasivních podmínkách, bez motivace, dosahují mnohem horších výsledků (Murphy & Arkins 2007).

3.2.2 Nejvýznamnější typy učení

3.2.2.1 Neasociativní učení

Neasociativní učení odkazuje na relativně trvalou změnu v síle behaviorální reakce na jediný stimul v důsledku opakovaného vystavování tomuto stimulu (Baragli et al. 2015). Vzpomínky z neasociativního učení živočichů získává, když opakovaná nebo kontinuální expozice nového stimulu změní behaviorální reakci na daný stimul (Vianna et al. 2000). Neasociativní učení je zkoumáno a prokázáno nejen u obratlovců, např. u myši (Kamprath & Wotjak 2004), ale i u bezobratlých živočichů, např. u rodu měkkýšů *Aplysia* (Byrne & Hawkins 2015).

3.2.2.1.1 Sociální učení

Sociální interakce jsou často silnými hnacími silami pro učení (Gao et al. 2017). Moderní chápání sociálního učení je, že zvíře získává nové chování díky pozorování jiného jedince stejného druhu, který dané chování provádí (Heyes 1994). Tento typ učení zahrnuje jak samotné sociální učení - imitaci, tak sociální přenos, či jindy užívané spojení kulturní přenos – pod čímž se skrývá sociální facilitace (Rorvang et al. 2018).

Podstatnou součástí sociálního učení je tedy kulturní přenos, který umožňuje přenášet naučené informace vertikálně mezi generacemi (Whiten et al. 2007) nebo horizontálně mezi členy skupiny (Blumstein & Williams 2018). Příkladem jsou potravní návyky. U mnoho savců je obvyklé, speciálně u těch, kteří se rodí relativně bezbranní a vyžadují ranou péči, že potomci se učí, co mohou jíst, od svých matek (Ventura 2017).

Potravinové preference se však jedinci mohou naučit i později v životě kopírováním ostatních. Například mláďata krysy obecné (*rattus rattus*) se učí od dospělých jedinců, jak získat potravu odlupováním semínek ze šišek z borovice (Aisner & Terkel 1992). Mláďata mangusty žíhané (*Mungos mungo*) se učí vyhledávat potravu raději od nepříbuzných členů skupiny než od svých rodičů, což naznačuje, že kulturní přenos udržuje ve skupinách rozmanitost chování (Blumstein & Williams 2018).

Pro orientaci v sociálních situacích si musí lidé i ostatní zvířata pamatovat, kdo interagoval, s kým a jak to probíhalo, aby mohli přizpůsobit své chování a adekvátně reagovat při budoucích setkáních. Například lidské fyzické jednání a dokonce i fyziologické reakce lidského těla budou velmi odlišné, pokud se člověk setká s posledním člověkem, kterého naposledy políbil, místo s osobou, se kterou při posledním shledání bojoval. Vzpomínky na sociální interakce mohou mít dramatické důsledky (Gao et al. 2017).

Jelikož koně patří mezi zvířata, která žijí ve skupinách, je u nich často předpokládáno, že jsou schopni naučit se od jiných jedinců svého druhu novému chování (Ninomiya 2007). Ovšem solidní důkazy o opravdovém sociálním učení u koní zatím chybí. Je možné, že anti-predátorská bdělost a lokalizace píče nemusí podporovat nervovou složitost sociálního učení (Rorvang et al. 2018).

Nicol uvádí, že výkon koní při plnění úkolů v rámci sociálního učení je slabý. Ovšem součástí výcviku mladých koní často bývá přítomnost starších zkušených a dobře vytrénovaných koní. Přítomnost staršího koně však nejspíše nemá přímý učební vliv, ale působí na psychickou pohodu mladého koně (Nicol 2002).

Experimentální zjištění vykazují nekonzistentnost a potenciálně mohou být nepřesná kvůli efektu sociální podpory, který přímo nesouvisí s učením úkolu (McVey et al. 2018). Experimenty určené ke zkoumání sociálního učení u koní zahrnují výcvik demonstrátora – jedince, který se naučí úspěšně dokončit požadovaný úkol. Důkazy sociálního učení se pak získávají, pokud pozorovatelé dokončí úkol úspěšněji než kontrolní skupina koní, která demonstrátora nesledovala. Řada studií nezjistila nijak významný účinek sociálního učení (Baker & Crawford 1986; Clarke et al. 1996).

Ve studii, kterou provedli McVey a její kolegové, výsledky ukázaly významnou roli sociální facilitace v chování koní (McVey et al. 2018). Sociální facilitace je jev, kdy chování jednoho či více jedinců daného druhu mění motivaci pozorovatele, což má za následek, že pozorovatelé se mají tendenci chovat jako daný jedinec či celkově jako ostatní členové skupiny. Mluví se spíše o sociálním vlivu na chování a nejedná se přímo o sociální učení (Clayton 1978).

McVey a její tým uvádí, že pokud se na pastvině začne přesouvat jedinec, který se nachází na vrcholku stádové hierarchie, tak se postupně i všichni ostatní vydají daným směrem. Také bylo zjištěno, že trénovaný demonstrátor měl uklidňující účinek na netrénované koně, když se všichni nacházeli v novém prostředí, akorát pro demonstrátora již známém (McVey et al. 2018).

3.2.2.1.2 Habituační

Strachové reakce mají důležitou úlohu ve schopnosti přežít u všech živočichů. Pokud se zvíře dokáže vyhnout nebezpečí, tak zjevně roste jeho délka života. Jedná se však také o velmi adaptivní vlastnost, kdy se jedinec učí nereagovat na neohrožující podněty, protože strachové reakce jsou energicky nákladné. Slabší reakce na opakovaný podnět, která nevede k žádnému posílení (ani negativnímu ani pozitivnímu), se nazývá habituační (Manning & Dawkins 1998).

Domácí psi vykazují intenzivní, ale přechodnou neofiliu vůči novým objektům. Pullen a jeho kolegové provedli výzkum s labradorskými retrievery v chovatelské stanici. Psům byla opakovaně prezentována hračka po dobu 30s, dokud interakce nepřestala. Hraček bylo prezentováno více, některé byly naprosto kontrastní, jiné spojovala buď vizuální, nebo čichová vlastnost hračky. Studie naznačuje, že ztráta zájmu o objekt během objektově orientované hry je u tohoto druhu způsobena návykem na celkové stimulační vlastnosti hračky spíše než na jakoukoliv jednotlivou smyslovou modalitu (Pullen et al. 2012).

Ačkoliv mají domácí koně práh prožívání strachu výše oproti koním divokým, jakmile je dosaženo prahu, jsou strachové reakce intenzivně prožívány stejně u všech koní. Rozdíl je v tom, jak je namáhavé dosáhnout tohoto prahu. Co jednoho koně vyleká, s druhým ani

nehne. Ovšem obecně jsou strachové reakce u koně domácího nežádoucí, protože představují vážné bezpečnostní riziko pro člověka i koně. Schopnost koní navyknout si na jinak děsivé podněty výrazně zvyšuje bezpečnost ve vztahu kůň a člověk (McLean 2003).

Habituační na děsivé podněty hraje v tréninku koní důležitou roli. Christensen a její kolegové provedli studii, ve které zjišťovali, do jaké míry koně generalizují mezi různými vizuálními objekty. Mladí hřebci byli zvyklí na krmení z kontejneru uvnitř testovací haly. Následně byli habituováni na 6 různých předmětů, umístěných u krmení. Počet habituací neměl vliv na průběh jednotlivých habituací, tedy děsivé předměty byly pro koně zprvu vždy stejně děsivé (Christensen et al. 2008).

K závěru, že habituace se specificky vztahuje k danému objektu, a že nedochází ke generalizaci při vyšším počtu různých habituovaných předmětů, došli ve svém výzkumu i Leiner a Fendt. Popisují, že po habituaci na konkrétní objekt je strachová reakce na tento objekt specificky utlumená, zatímco strachová reakce jakožto odpověď na jiný objekt přetrvává (Leiner & Fendt 2011).

Druhou částí studie Christensen a jejích kolegů byla prezentace opět různých předmětů, ale ve stejné barvě. Zde došlo ke zjištění, že se zvyšujícím se počtem objektů se významně snižuje odezva – prudkost reakce. To naznačuje, že koně generalizují mezi podobně zbarvenými objekty různého tvaru. Vysoký stupeň podobnosti objektu, zde identické zbarvení, má nejspíše zásadní vliv na generalizaci objektů u koní (Christensen et al. 2008).

Habituační je také důležitá z hlediska učení modalit v jezdeckví. U mladého koně habituace představuje proces, při němž se kůň učí tolerovat okolní prostředí, ve kterém se nachází, a to včetně lidí a zvířat. Důležitý je návyk na různé příslušenství využívané v jezdeckví, včetně sedla, podkov, dek a podobně. Kůň se také pomocí habituace vyrovnává s člověkem stojícím u jeho zádi, či sedícím na jeho hřbetu (McLean 2005).

3.2.2.2 Asociativní učení

Jedná se o učební proces, který umožňuje zvířeti vytvořit spojení mezi dvěma souvisejícími událostmi, které jsou ve vzájemném vztahu (Baragli et al. 2015). Teorie asociativního učení se zabývají faktory, které řídí formování asociace při prezentování dvou podnětů současně (Pearce & Bouton 2001).

První teorii o asociativním učení u zvířat navrhnul před více než jedním stoletím Thorndike. Thorndike tvrdil, že učení spočívá ve vytváření spojení mezi podněty a odezvami, a že tato spojení se vytvářejí vždy, když je reakce následována odměnou. Thorndikovy myšlenky vytvořily základ pro řadu následných teorií asociativního učení, při čemž všechny sdílejí předpoklad, že učení je založeno na růstu spojení mezi stimuly a odezvou (Thorndike 1898).

3.2.2.2.1 Klasické podmiňování

Klasické podmiňování je typem asociativního učení, při kterém se behaviorální reakce vyvolává podmíněným stimulem (Pavlov 1927). Při klasickém podmiňování se zvířata učí, jaké podněty předpovídají budoucí události, aby se podle toho mohly zachovat (Cooper 1998). V takovýchto případech zvíře nemá události pod kontrolou a ani odpověď zvířete na

stimul není pod jeho kontrolou. Klasické podmiňování zvyšuje předvídatelnost podnětů prostředí (Baragli et al. 2015).

Při klasickém podmiňování dochází ke vzniku spojení mezi nepodmíněným a podmíněným podnětem a ke vzniku nové podmíněné reakce. Nepodmíněné podněty jsou všechny podněty, které zvířata přirozeně vyhledávají – patří mezi ně potrava, voda, sex, hra, svoboda a sociální kontakt. Zatímco podmíněné podněty jsou podněty, které nejsou pro zvíře primárně potřebné a vnitřně obohacující, ale mohou být asociovány s nepodmíněným podnětem (Mills 1998).

Willis a Mein se ve své studii zaměřili na uvolňování mléka během dojení u krav. Vytvořili kravám asociaci mezi sáním telete a neutrálním modrým diskem. Po oddělení telete od krávy se ukázalo, že pokud při dojení kráva viděla podmíněný podnět – modrý disk, vzrostla rychlost uvolňování mléka o 27%. Klasické podmiňování tedy lze využít při úpravě reflexu uvolňování mléka u laktujících dojnic (Willis & Mein 1983).

Prostřednictvím klasického podmiňování je spojen stimul, který pro zvíře původně neměl žádný význam, s nepodmíněným stimulem, který lze využít k posílení. To znamená, že pokud bylo jednou určité chování posíleno negativně, kuň příště využije i jiné podněty k předpovědi tohoto negativního posílení, tedy se samovolně snaží odstranit nepohodlí (Baragli et al. 2015).

Jezdci používají klasické podmiňování, když nahrazují tlak stimulující k určité reakci používaný při počátečních fázích tréninku za nový podnět, který zpočátku patřil do kategorie neutrálních podnětů, tedy že nevyvolával žádnou odpověď (McGreevy & McLean 2007). Tímto sekundárním novým podnětem mohou být slova, gesta nebo jiný tlak – například využití váhy sedu jezdce (McCall 1990).

Klasické nebo též Pavlovovo podmiňování tedy nastává, když se kuň naučí spojovat biologicky nedůležité podněty s podnětem, který vyvolává reakci. Dalším příkladem je zjištění koně, že chrastění vozíku s krmivem znamená krmení. Nakonec kuň reaguje na původně nepodstatný stimul, jako by to byl ten důležitý. Kuň však nemá nad touto událostí žádnou kontrolu (West 2006).

Díky asociacím, které si kuň vytváří během klasického podmiňování, může také předvést neočekávaným způsobem obranné nebo únikové chování, a to zdánlivě bez věrohodného důvodu (Cooper 1998). Když se kuň naučí obrannému chování, může díky klasickému podmiňování tuto reakci spojit s řadou dalších podnětů. Například pokud si kuň vytvoří obrannou reakci na základě aplikace injekce, tato obranná reakce se může dále přenést i na podněty jako je pohled na injekční stříkačku, určitý pach nebo konkrétní osoba vstupující do stáje (McBride & Mills 2012a).

3.2.2.2.2 Operantní podmiňování

Jedná se o typ asociativního učení, ve kterém je chování jedinců dobrovolně modifikováno pomocí příčin a důsledků (Skinner Burrhus 1938). Funguje to tak, že člověk rozdává nebo odebírá odměny (nejčastěji pamlsek nebo svoboda od tlaku), když kuň provádí požadované chování v řetězci: stimul – reakce – zesílení (Cooper 1998). Při operantním podmiňování postup zvířete určuje průběh posilování. Proto tento typ učení umožňuje zvířeti vytvořit si asociaci mezi dvěma událostmi, nad nimiž má kontrolu (Baragli et al. 2015).

Během učení koní a při behaviorálních experimentech se jako pozitivní podnět často používá odměna v podobě pamlsku. Ačkoliv bylo zjištěno, že svoboda od tlaku je pro koně více motivující, než pamlsky (McGreevy 2004).

Operantní podmiňování je často používáno v managementu koní, kdy trenér využívá pozitivního nebo negativního posilování, aby povzbudil koně v provádění požadované behaviorální odpovědi. Pozitivní posilovač (např. potrava) se využívá těsně po požadované behaviorální reakci, tedy představuje odměnu za daný úkon. Naproti tomu negativní posilovač (např. tlak, bolest) se odstraní, pokud zvíře provede správně požadovanou behaviorální odpověď (Waran et al. 2007).

Existují tedy dva hlavní typy posilování – pozitivní a negativní. Posilování je dle známých definic vždy výhodné, protože má pro zvíře určitou hodnotu. V závislosti na souvislostech mezi tréninkem a jeho cíli lze vybrat vhodné posilování. Pozitivní i negativní posilování je snadné provádět ze země, nicméně při práci ze sedla nemohou jezdci přiměřeně použít pozitivní posilování pomocí jídla (Waran & Casey 2005; Heleski et al. 2008).

Při operantním podmiňování kůň vnímá, že má kontrolu nad výsledkem svého konání. Jedním z příkladů operantního podmiňování může být kůň, který se učí kutálet pamlskový míč tak, že z otvoru v míči pamlsky vypadne a koni se tak dostane odměna za toto chování.

Operantní podmiňování je standardní součástí tréninku koní a negativní posilování slouží jako primární prostředek k formování jejich chování. Koně jsou obvykle trénováni, aby prováděli určité akce tak, aby se díky nim vyhnuli něčemu nepříjemnému – například odklon od tlaku (West 2006).

Negativní posílení zahrnuje hlavně tlak a uvolnění. Rostoucí tlak motivuje koně k reakci a odstraněním tlaku se posiluje požadovaná odpověď. Správné načasování uvolnění tlaku je rozhodující a důležité pro posílení správné odpovědi. Špatné načasování je původcem mnoha potíží v chování koní, může vést k mnoha konfliktům a přerůst až v naučenou bezmocnost.

Tlak vyvíjený otěžemi a holeněmi jezdce by měl být minimální, proto koně učíme reagovat na co nejjemnější pomůcky zahrnující mimo otěži a holení jezdce například váhu jezdce, pozici těla nebo využití hlasových pobídek. Aby došlo k vytvoření asociace, nové signály musí být dány těsně před nebo během vrozeného či dříve osvojeného podnětu nebo pomůcky. Pokud je tlak převeden na jemnější pomůcky, může být udržován prostřednictvím pozitivní motivace (McGreevy & McLean 2007).

Pozitivní posílení zahrnuje odměnu za žádoucí chování. Pochopení pozitivního posílení je při práci s koňmi velmi užitečné. Pozitivní posilování učí koně, aby se stali aktivními účastníky a hledali správnou odpověď. Navíc koně se velmi ochotně učí chování, které jim přinese odměnu (West 2006). Pokud tohoto jevu využijeme ve výcviku koně, tak výcvik postupuje rychleji, koně si vše lépe zapamatovávají a dělají méně chyb. Výcvik pomocí pozitivního posilování je zároveň nejlepším tréninkovým postupem z hlediska dobrých životních podmínek koně (McCall 2007).

Je nutné plně chápat proces pozitivního posílení, neboť neúmyslně tak člověk může koně naučit i nežádoucímu chování. Například pokud kůň slyší zrní narážející do stěn kyblíku, může z netrpělivosti neúmyslně kopnout do dveří boxu. Pokud pak člověk spěchá ke koni s úmyslem, že rychlejší získání zrní koně uklidní, tak dojde k neúmyslnému pozitivnímu posílení tohoto chování. Kyblík zrní si kůň spojí jakožto odměnu za kopání do dveří a může pak jen stačit přítomnost člověka ke spuštění tohoto chování (West 2006).

McGreevy a McLean se ve své studii shodují, že zásadní rozdíl mezi pozitivním a negativním posilováním spočívá v tom, že u pozitivního posilování trenér ignoruje chyby v chování koně a odměňuje jen žádoucí chování, zatímco u negativního posilování nemusí čekat na požadované chování ze strany koně, ale může ho přímo ovlivňovat (McGreevy & McLean 2007). V ideálním případě by trenéři koní měli vhodně využívat jak pozitivní, tak negativní posílení a vytvořit tak vyvážené tréninkové postupy (West 2006).

Ačkoliv jsou koně společenská zvířata, jsou často ustájena individuálně s jen omezenou možností sociálního kontaktu s jinými koňmi. Koně však k dobrým životním podmínkám potřebují kontakt s dalšími jedinci. Na to se ve své studii zaměřila Sondergaard se svým týmem. Pozorovali mladé koně při opakovaném plnění různých úkolů, kdy po splnění úkolu měli koně přístup buď do prázdné haly nebo do haly s jejich sociálními partnery. Ukázalo se, že sociální kontakt je pro koně silnou motivací a působil zde jako silné pozitivní posílení (Sondergaard et al. 2011).

3.2.3 Kognitivní schopnosti koní

Koně byli domestikováni před 6000lety a od té doby byly vyvinuty různé typy přístupů ke zlepšení pohody koní žijících s člověkem a i ke zlepšení vztahu mezi koněm a člověkem (Baragli et al. 2015). Koně mají ve vztahu s lidmi bohatou historii. Byli využíváni v různých kulturách a v různých oborech. Našli uplatnění v zemědělství, ve válkách i ve volném čase (Brubaker & Udell 2016).

V posledních desetiletích byl kůň využíván v různých rolích, které nejsou srovnatelné s jinými druhy. I v tom spočívá výjimečnost tohoto druhu a jeho vztahu s člověkem. Koně jsou považováni za pracovní sílu a zdroj masa pro rozvojové země, zatímco v západní společnosti se stal společenským zvířetem pro volný čas a sport (Liljenstolpe 2009).

Kromě toho v poslední době hraje kůň významnou roli při terapiích a asistovaných činnostech se zvířaty (Cirulli et al. 2011). Hipoterapie je významným přínosem v oblasti rehabilitace jak psychické (Thompson et al. 2014), tak fyzické (Park et al. 2014).

Rozmanitost rolí, které kůň má v různých lidských společnostech, široká škála různých typů chovných zařízení a rozmanitost přístupů ke koním ze strany člověka naznačuje, že výzkumné poznatky o kognitivních schopnostech jedné populace koní nemusí být reprezentativní pro všechny populace koní. Každá populace se vyznačuje různými životními zkušenostmi (Brubaker & Udell 2016).

Mezi základní kognitivní schopnosti koní patří učení a paměť (Murphy & Arkins 2007). Koně se dokáží vzájemně poznat (McBride & Mills 2012b) a rozpoznávají i lidi ze svého okolí (Lampe & Andre 2012). Mají sofistikované kognitivní strategie k udržení sociální rovnováhy ve stádě (Cozzi et al. 2010). Koně se vyznačují výbornou dlouhodobou pamětí (Hanggi & Ingersoll 2009) a kapacita krátkodobé paměti je u nich též dobře vyvinuta (Baragli et al. 2011).

Jak paměť, tak působení člověka mohou ovlivnit výkon v kognitivních úkolech. Nicméně výzkumní pracovníci by měli být opatrní v interpretaci výsledků týkajících se kognitivních schopností koní, neboť v poslední době se ukazuje, že koně dokáží řešit složitější problémy a učit se pokročilejší úkoly, než se původně myslelo (Brubaker & Udell 2016).

3.2.4 Všeobecné poznatky o učení u koní

Sappington a jeho kolegové zjistili, že koně by mohli mít potíže s nahrazením „dříve naučeného“ za „nově naučené“. To by mohlo být příčinou nedostatečného pokroku v některých experimentálních studiích a režimech tréninku (Sappington et al. 1997). Tento jev se také označuje jako zákon nadřazenosti – první naučené je nejlépe naučené (Atkinson & Shiffrin 1971).

Mezi experimentální metody zkoumání chování během učení a učení samotného patří různé typy bludišť. Bludiště mají často více než dvě možnosti volby. Využití bludišť v testování paměti koní a jejich chování při učení přináší zajímavé výsledky (Murphy & Arkins 2007).

McCall a jeho tým ve svém výzkumu zjišťovali rozsah a stupeň schopností učení v rámci bludišť u koní. Koně dostali po dobu 12 ti dní každý den jiné úkoly v jiném bludišti. Zjištění ukázala, že koně byli schopni se naučit nová bludiště (McCall et al. 1981). Z jiné studie vyplývá, že koně se nejen naučí vyřešit problém, který jim byl představen jako součást bludiště, ale že zároveň jsou schopni pochopit principy schovávající se za tímto problémem (Marinier & Alexander 1994).

Mnoho experimentátorů uvádí, že v průběhu času a s narůstajícím množstvím zkušeností se zdá, že se jejich koňské subjekty „naučily, jak se učit“, což je schopnost žádoucí pro výkon všech koní (Heird et al. 1986). Například bylo zjištěno, že průměrný počet chyb vykonaných koňmi, kteří postupně procházeli dvanácti různými bludišti, v průběhu času klesal takovým způsobem, který nelze vysvětlit pomocí změny složitosti bludišť (McCall et al. 1981).

Dobře znát procesy učení u koní, jejich chování, reakce a způsoby tréninku je důležité nejen pro trenéry a jezdce, ale i pro veterinární lékaře. Pokud daný veterinární lékař není profesně zaměřen na koně, tak se často stává, že nezná chování koní a jejich způsoby učení. Prioritně léčí fyzické problémy koně, ale o psychice koní většinou mnoho neví.

Bylo by vhodné, aby veterinární lékaři již v průběhu studia měli možnost dozvědět se více o učení u koní. Ukazuje se, že tyto znalosti mohou výrazně snížit riziko zranění veterinárního lékaře během ošetřování koně. Dále by mohly pomoci lépe určit diagnózu a výběr vhodné léčby.

Stále více se od veterinárních lékařů očekává, že budou hrát vedoucí roli v zajištění dobrých životních podmínek zvířat. K tomu ale potřebují znát chování koní, a to nejen při učení. Veterinární lékaři by v ideálním případě měli mít možnost ovlivnit způsob, jakým jezdecký personál zachází s koňmi. Měli by umět odhalit, pokud je kůň přetěžován v rámci tréninku, a pomoci optimalizovat požadavky na koně tak, aby nedocházelo ke zbytečným zraněním a negativním změnám v chování (Doherty et al. 2017).

3.3 Lateralita, schopnost učení a kognitivní schopnosti koně

Lateralita a přednostní využití jedné strany těla oproti druhé straně je jev již delší dobu pozorovaný. Předpokládá se, že se jedná o výsledek interakce geneticky řízené vrozené motorické preference a učení (Ioffe et al. 2002).

Koně různých plemen, dříve trénovaní pro drezúru a parkur, projevují silnou a stabilní preferenci pro práci vlevo (Meij & Meij 1980). Kromě toho dostihoví koně využívají asymetrický chod – cval. Bylo prokázáno, že dostihoví koně vykazují výraznou lateralitu se silnou preferencí pro cval s vedoucí levou přední končetinou, a to i když jsou trénováni v přímých liniích (Deuel & Lawrence 1987).

Neurobiologické a behaviorální faktory mají vliv na řadu aspektů učení u koňovitých a v důsledku i na atletické schopnosti a úspěch koně (Visser et al. 2003). Je pravděpodobné, že koně s největší schopností porozumět a pochopit vzájemné souvislosti jsou ti, kteří jsou nejlépe připraveni řešit požadavky současných i budoucích tréninkových programů.

Existuje obecná shoda mezi vědci a laiky, kteří se zabývají výcvikem a welfare programy u koní, že člověk by se měl neustále snažit přizpůsobovat složitostem koňského myšlení a vrozeným schopnostem zahrnujícím úroveň porozumění a intenzitu učení (Nicol 2002).

3.3.1 Učení a směr útěku

Stranovost nebo též lateralizace motorického chování koně má potenciál ovlivnit dosažené úspěchy během učení koní. Bylo zjištěno, že ovlivňuje výsledky během testování koní při plnění úkolů v bludišti a dále se ukazuje, že lateralizace může mít i negativní vliv na atletický výkon koně (Dalin et al. 1985).

Při navrhování experimentální zkoušky zahrnující bludiště nebo test výběru pro koně, je třeba věnovat pozornost spojitosti mezi předměty a stranovou preferencí. Například experimentální pokus s dobyt看 ukázal, že skot z jedné strany procházel bludištěm ochotněji, než ze strany druhé (Grandin et al. 1994).

Kratzer se svým týmem stanovili podmínky měření schopnosti učení u koní v situaci, která je člověkem během testování relativně neovlivnitelná. Jednalo se o test, při kterém si zvířata musela zvolit správnou trasu útěku. Autoři předpokládali, že díky učení by v jednoduchém bludišti postupně došlo ke snížení počtu chyb, snížení latence úniku a vzrostla by tendence k výběru správné únikové cesty. Výsledky této studie ukázaly, že preference pro levou a pravou variantu trasy se u koní lišily, a že vyšší koně inklinovali k rozhodnutí pro levou alternativu. To poukazuje na asymetrii na úrovni pohlaví, neboť vyššími jedinci jsou zpravidla samci (Kratzer et al. 1977).

Austin a Rogers se zabývají útekovou reakcí na nenadálý podnět. Pokud se podnět objevil před koněm v binokulárním zorném poli, tak zhruba polovina koní se v reakci otočí na levou stranu a polovina na pravou stranu. To znamená, že nebyla objevena žádná populační směrovost. Lateralizace útekové reakce se objevuje jen na individuální úrovni.

Reaktivnější koně se častěji otáčejí od podnětu na pravou stranu, neboť tím je dostanou do svého levého zorného pole. Levé zorné pole zpracovává pravá hemisféra, která se zaměřuje na nové neočekávané stimuly a intenzivní emoce. To zároveň znamená, že tyto koně vykazují větší strachovou odezvu a obecně reagují na podnět s větší intenzitou (Austin & Rogers 2007).

Preferenční využití přední končetiny při chůzi, cvalu nebo skocích je u koní na individuální úrovni ovlivněno pohlavím. Samci častěji preferují používání levé končetiny, zatímco samice preferují používání pravé končetiny (Murphy & Arkins 2008).

I v dalších aspektech motorického chování projevují samci a samice odlišný směr, nikoliv však sílu lateralizovaného chování. Zatím není jasné, zda je tento rozdíl dán geneticky, vlivem environmentálních faktorů nebo působením obojího (Murphy et al. 2005).

3.3.2 Nové podněty, učení a emocionální stav koně

Larose a její spolupracovníci vypracovali studii o lateralitě vizuálního chování, ve které testovali dvě plemena koní – orlovského klusáka a Selle Francais. Výsledky ukazují významnou korelaci mezi emocionálním indexem a preferovaným okem při pohledu na nový stimul. Čím vyšší emocionalitu kůň projevoval, tím pravděpodobněji se na nový podnět podíval levým okem.

Nicméně méně emotivní Selle Francais, měli tendenci podívat se na podnět svým pravým okem. U orlovského klusáka, který je emotivnější, se tato tendence neukázala. Tento rozdíl se vyskytl i přesto, že obě plemena mají stejný emotivní index. Tyto poznatky jsou diskutovány v souvislosti s různými tréninkovými postupy pro různá plemena koní (Larose et al. 2006).

Alice De Boyer Des Roches testovala vliv emoční hodnoty podnětů na asymetrii vizuální i čichovou. Ve své studii sledovala jen klisny. Klisnám byly postupně předloženy 3 podněty s různou emoční hodnotou – pozitivní, neutrální a negativní.

Pokud se klisny dívaly na pozitivní objekt (kyblík), využívaly přednostně své binokulární zorné pole, pravé monokulární zorné pole využívaly pro nový neutrální předmět (kužel) a vykazovaly tendenci používat své levé monokulární zorné pole při pohledu na negativní předmět (košile). Tyto vizuální preference se ukázaly jako silné.

V čichovém testování byly také nalezeny rozdíly dle podnětů, ale oproti vizuálnímu testování nebyly tak silné. Klisny častěji využívaly pravou nozdru pro neutrální objekt (kužel). Zároveň pravou nozdru používaly i pro negativní objekt (košile), ale o něco méně častěji, než v případě neutrálního objektu.

Data z výzkumu potvrzují roli levé hemisféry při hodnocení novosti u koní, stejně jako je tomu u mnoha jiných druhů obratlovců. Zároveň získané informace poukazují, stejně jako řada dalších studií, na možnou roli pravé hemisféry při zpracování negativních emocí. Výsledky také naznačují důležitost obou hemisfér při zpracování pozitivních emocí (De Boyer Des Roches et al. 2008).

Pozitivní nebo negativní perspektivy jedince při posuzování nového nejasného podnětu (vyvolává asymetrii v odpovědi na podnět) mohou být užitečné při hodnocení životních podmínek zvířat – welfare. Chování, které ukazuje na stres nebo špatnou pohodu u koní, může být velmi jemné a zejména pro laiky, obtížně posouditelné.

Cílem studie Marr a jejích kolegů bylo zjistit, zda konkrétní směřovost motorické a senzorické lateralitace označuje pozitivní duševní stav (pozitivní kognitivní zaujatost – optimismus) nebo negativní duševní stav (negativní kognitivní zaujatost – pesimismus).

Výsledky ukázaly, že koně preferující pravou přední končetinu při rozejití se z místa častěji očekávají, že neutrální podnět bude pozitivní a nachází se tak v optimistickém duševním stavu. Oproti koním, kteří k vykročení z místa využijí přednostně levou přední končetinu a k novému předmětu přistupují s negativní předpojatostí (Marr et al. 2018).

3.4 Využití laterality ve výcviku koně

Nedávno bylo prokázáno, že proces výcviku koně je mnohem efektivnější, pokud použité výcvikové metody přesně odpovídají mentálním schopnostem koně (McGreevy 2004). Zvýšení úrovně tréninkových postupů na základě vědeckých poznatků by se stalo užitečným pro trenéry, majitele, chovatele, veterináře i vědce a také by mohlo dojít ke snížení počtu zranění lidí i koní (Baragli et al. 2015).

Pochopení motorické lateralizace u koní může být důležité pro porozumění současným tréninkovým metodám, k rozvíjení nových tréninkových vzorů a obecně k manipulaci a výběru koní pro výcvik v různých disciplínách a k výběru vhodného pracovního postupu. Například drezúra a westernové ježdění jsou disciplíny, které vyžadují stejnou pohyblivost koně na obě strany. Koně, kteří vykazují výraznou předpojatost pro jednu stranu, nemusí v tomto typu práce vynikat a může jim to být na obtíž, neboť v případě snahy vyrovnat tréninkem schopnosti obou stran na stejnou úroveň může docházet k výraznému přetížení slabší strany a následným zdravotním problémům koně (Austin & Rogers 2007).

3.4.1 Přístup člověka ke koni zleva versus zprava

Z proběhlých výzkumů víme, že koně vnímají svět na každé straně, každým okem jinak a to lze aplikovat v praxi (Larose et al. 2006; Austin & Rogers 2007; De Boyer Des Roches et al. 2008). Pokud koně méně reagují na novinky na své pravé straně, vyplývá z toho, že z této strany by se obecně mohli učit novým věcem rychleji a uvolněněji. Proto by mohlo být výhodné přistupovat ke koni nejdříve zprava a neznámé věci též ukázat koni nejdříve z jeho pravé strany (Austin & Rogers 2007).

Zaběhlý zvyk manipulovat s koňmi z jejich levé strany, vysvětluje Larose jako pokus o návyk koní nejdříve z jejich reaktivnější strany (Larose et al. 2006). Nicméně významnějším důvodem proč člověk manipuluje s koňmi z jejich levé strany, je výhodnost z pohledu člověka. Levá hemisféra je totiž zodpovědná za dobře zavedené vzory chování (MacNeilage et al. 2009).

Člověk tedy využívá při práci s koňmi hlavně svoji pravou stranu těla, tedy levou hemisféru, protože mu umožňuje potlačit negativní emoce (Vallortigara & Rogers 2005) a umožňuje mu zaměřit svoji soustředěnost a nenechat se rozptylovat okolními podněty. Levá mozková hemisféra řídí chování podle naučených rutin (Rogers 2010).

Nicméně studie Austin a Rogers ukazuje, že koně si zvykají na nové věci snáze, pokud se k nim nejdříve blíží z jejich pravé strany. Tento postup má vliv i na potlačení reaktivity při následném přístupu nového podnětu z levé strany. Ovšem bude třeba ještě dalších výzkumů, které se zaměří na srovnání schopnosti učení levého a pravého oka koně (Austin & Rogers 2007).

3.4.2 Vliv fyzické asymetrie na výkon koně

Asymetrie ovlivňující trénink se nachází na úrovni psychické i fyzické. Asymetrická konformace koňského těla koreluje nejen se zdravím, ale i se závodním výkonem (Dalin et al. 1985). Zájem o výzkum konformace koňského těla se dostává do popředí hlavně v posledních

letech. Atletická kapacita koní a schopnost vyhýbat se zranění jsou úzce spojeny právě s konformací (Wilson et al. 2009).

3.4.2.1 Asymetrie zadní části koňského těla

Dalin se svým týmem pozorovali pět set čtyřletých amerických klusáků v tréninku a sledovali u nich korelaci mezi tělesnou konformací, zdravím a závodním výkonem. U třiceti devíti koní byla pozorována asymetrie zadní čtvrtiny těla, která se projevovala zřejmým výškovým rozdílem mezi levým a pravým křížovým hrbolem. Koně vykazující tuto asymetrii měli výrazně větší tělesné rozměry, než zbývajících čtyři sta šedesát jedna koní, kteří asymetrii nevykazovali. Ve výskytu asymetrie nebyl nalezen žádný rozdíl mezi pohlavími.

Asymetričtí koně byli horší v tréninku, měli výrazně nižší celkové výdělky a nižší počet startů na koně. Trenéři pozorovali, že asymetričtí koně měli často potíže s výkonem při vyšších rychlostech. Ze studie vyplývá, že popsaná asymetrie zadních čtvrtí je důležitým ukazatelem, že existuje zvýšené riziko neúspěchu v klusáckých dostizích (Dalin et al. 1985).

Zranění zadních končetin, zahrnující též poškození v kyčelní a pánevní oblasti, se v poslední době stává stále důležitější příčinou nižšího výkonu u závodních koní (Tomlinson et al. 2003). Asymetrie zadních končetin a s tím spojené obtíže v této anatomické oblasti, jsou již dlouho považovány za důvod nižšího výkonu koní v klusáckých dostizích (Dalin et al. 1985).

Cílem studie Pearce a jeho týmu bylo zjistit, zda se kostní asymetrie na zadních končetinách vyskytují u dostihových plnokrevných koní v Austrálii (Pearce et al. 2005). Asymetrické rozdíly v obsahu kostní hmoty mezi levou a pravou stehenní kostí byly objeveny i u lidí (Yoshioka et al. 1987) a psů (Betti 2000). Je zajímavé zjištění, že s pravorukostí u lidí je spojována větší kostní hustota levé stehenní kosti (Dane et al. 2001). Radiografické studie u koní dokazují, že nerovnoměrnosti v šířce a hustotě kostí zadních končetin se nachází i u nich (Hanson & Markel 1994).

Struktura kosti se mění v závislosti na mechanickém namáhání a to tak, že reaguje změnou své makro a mikro stavby ve snaze minimalizovat stresové napětí (Lanyon 1990). Pearce a jeho tým skutečně objevili asymetrické rozdíly v kostní hmotě mezi levou a pravou stehenní kostí. V této konkrétní studii by se mohlo jednat o důsledek asymetrického zatěžování, spojeného s opakovaným tréninkem na zakřivených drahách, což vyvolává významné přizpůsobení kostí. Koně v této studii byli trénováni na dráze výlučně ve směru hodinových ručiček.

Opakovaná měření ukázala, že levá – vnější stehenní kost je významně větší, než pravá – vnitřní stehenní kost (Pearce et al. 2005). Teorie přizpůsobení kostí tedy správně předpovídá, aktivní hypertrofie a hromadění kostní hmoty v kostech vnější zadní končetiny u koní, kteří trénují na zakřivené dráze. K tomu dochází v reakci na větší napětí na vnější končetině spojené s opakovaným asymetrickým nakláněním během vyrovnávání zatáček (Frost 1987).

3.4.2.2 Asymetrie předních končetin

Kostní asymetrie předních končetin byla nedávno objevena u plnokrevných dostihových koní. S těmito kostními asymetriemi byl spojen nejen různorodý výkon koní, ale i jejich

zdravotní stav během dostihové kariéry. Zároveň byla objevena korelace mezi asymetriemi a incidencí kulhavosti po samotném dostihu (Watson et al. 2003).

V posledních letech se objevily dva významné výzkumy kostních asymetrií předních končetin. Jeden se zaměřil převážně na délku třetí metakarpální kosti (Watson et al. 2003) a druhý zohlednil působení na stavbu celé končetiny (Wilson et al. 2009).

Watson ve své studii zjistil, že 76% koní má delší pravou třetí metakarpální kost oproti levé. U stejného procenta koní očekával, že budou dominantněji využívat levou zadní končetinu.

Ukázalo se, že koně, kteří měli delší pravou třetí metakarpální kost, mohou disponovat jistými výhodami oproti koním, kteří mají obě kosti přibližně stejně dlouhé, když závodí na dráze točené proti směru hodinových ručiček. Naproti tomu delší pravá třetí metakarpální kost naznačuje nevýhody při závodech ve směru hodinových ručiček.

Bylo očekáváno, že značným vlivem se projevuje plemenitba a výběr nejlepších koní. Tedy, že v oblasti s více závodisti v proti směru hodinových ručiček, bude procento koní s delší pravou třetí metakarpální kostí větší. Ovšem bylo zjištěno, že i při šlechtění koní, kteří se rovnoměrně účastní dostihů s profilem po směru hodinových ručiček i dostihů proti směru hodinových ručiček, existuje stálý trend viditelně delšího pravého třetího metakarpu (Watson et al. 2003).

Nedávno byla popsána asymetrická exprese genů (Shiratori et al. 2001) a tato asymetrie by mohla být hlavní příčinou asymetrie skeletu u mnoha různých druhů zvířat, včetně koní. Rozdíly v délce kostí mezi oběma stranami těla budou mít pravděpodobně za následek jemné výkyvy v koordinaci a rovnováze zvířete a též by mohly mít klinický význam v určování příčin a následků jednostranných zranění ve všech skupinách koní, stejně jako při určování vhodných ošetření (Watson et al. 2003).

Wilson se svými kolegy se ve svém výzkumu zaměřil na vysokou frekvenci celkových kostních asymetrií u koní. Zjišťoval vztah mezi morfologií skeletu předních končetin a asymetrií kopyt. Ukázalo se, že asymetrie kopyta má vliv na kostní utváření celé končetiny. Obzvláště kopyto s menším úhlem je často vystaveno většímu zatížení. V omezené míře byla pozornost věnována pochopení kompenzačních mechanismů kostry koně a tím i vzniku kostních asymetrií. Dynamická struktura kopyta by mohla hrát důležitou roli v kompenzačních mechanismech celé končetiny.

Pokud bylo koni naměřeno jako širší kopyto levé, byl nalezen významný negativní vztah s levou končetinou (třetí metakarpální délka a výška lokte) a významný pozitivní vztah s pravou končetinou (výška spěnky, třetí metakarpální délka a výška lokte). Ovšem pokud měl kůň širší pravé kopyto, byl zjištěn významný negativní vztah s výškou levého lokte a významný pozitivní vztah s kostmi pravé končetiny (výška spěnky a bod ramene).

Tato studie prokázala, že existuje značná asymetrie v morfologii levé a pravé přední končetiny. Skutečnost, že byla nalezena významná korelace mezi šířkou kopyta a rozměry jednotlivých segmentů končetin naznačuje, že tato interakce by mohla skutečně existovat. Ovšem vyskytly se i případy, kdy byla naměřena asymetrie ve stavbě předních končetin, ale nikoliv v šířce kopyta. Tento jev může být způsoben nerovnoměrným zatížením končetin, například z důvodu zranění a tím dochází ke snížení výkonu koně (Wilson et al. 2009).

3.4.3 Chlupové víry jako ukazatelé motorické lateralit

Již v roce 1994 proběhla první studie na téma chlupových vírů v souvislosti s motorickou lateralitou u koní. Byla pozorována pozice hlavových chlupových vírů v populaci koní a objevily se výsledky poukazující na možné souvislosti mezi chlupovými víry a temperamentem koní. Uvažovalo se i o možné spojitosti s preferenčním využitím jedné strany u koní (Swinker et al. 1994).

Právě na propojení s motorickou lateralitou se zaměřily další výzkumy. Bylo zjištěno, že pravostranní koně mají mnohem častěji chlupové víry na hlavě ve směru hodinových ručiček. Zatímco u levostranných koní je tomu naopak – častěji se u nich vyskytují chlupové víry stáčejší se proti směru hodinových ručiček (Murphy & Arkins 2008). Směrovost chlupových vírů by mohla značit orientaci motorickou. Tímto tématem se zabývá několik prací (Murphy & Arkins 2008; Savin & Randle 2011; Shivley et al. 2016).

Murphy a Arkins se ve své práci zaměřili na pozorování koní během práce pod sedlem. Výsledky ukázaly, že 47,49% koní bylo šikovnějších při práci na levou stranu, 43,38% koní preferovalo pravou stranu a 9,13% koní nevykazovalo žádnou směrovou zaujatost. V souvislosti s těmito poznatky byly pozorovány chlupové víry na koňské hlavě.

Ze statistické analýzy vyplynula existence spojitosti mezi motorickou lateralitou a směrem, kterým se stácel chlupový vír. Koně, kteří preferovali pravou stranu, měli statisticky častěji na hlavě chlupový vír ve směru hodinových ručiček, zatímco u koní preferujících levou stranu se statisticky častěji objevoval chlupový vír proti směru hodinových ručiček. Koně, kteří nebyli motoricky lateralizováni a tedy nevykazovali žádnou směrovou zaujatost, měli na hlavě radiální vír, tedy vír, který se nestácel žádným směrem (Murphy & Arkins 2008).

Další studie se zaměřila na pozorování pomocí pedometru. Bylo zjištěno, že směr chlupového víru má vliv na počet zaznamenaných kroků. Koně, kteří měli na hlavě vír ve směru hodinových ručiček, byli aktivnější oproti koním s vírem v proti směru hodinových ručiček. Druhým výsledkem vyplývajícím z této studie bylo, že u koní s vírem po směru hodinových ručiček byl zaznamenán silný trend preference levé strany (Savin & Randle 2011).

Shivley a jeho kolegové se pro změnu zaměřili na vztah mezi směrem otáčení chlupového víru a směrem útěku při vylekání koně. Každý kůň byl podroben testu, ve kterém byl před ním náhle otevřen deštník. To vyvolalo strachovou reakci, obrat koně na jednu nebo druhou stranu a útěk. Právě směr otočení od podnětu byl zaznamenáván.

Ukázalo se, že koně, kteří mají na hlavě chlupový vír ve směru hodinových ručiček, se častěji při útěku otáčejí doprava. Naproti tomu koně s chlupovým vírem v proti směru hodinových ručiček vykazovali častěji úlekovou reakci s otočením doleva (Shivley et al. 2016).

Tato zjištění naznačují, že mezi směrem otáčení chlupových vírů a motorickou lateralitou koně, skutečně existuje souvislost. Tyto výsledky mohou pomoci trenérům při výběru jednotlivých koní pro různé formy jezdeckví a pomohou při navrhování individuálních tréninkových programů pro mladé koně. Studium chlupových vírů na hlavě koně může poskytnout užitečný náhled na behaviorální i neurobiologický vývoj u koně (Murphy & Arkins 2008).

3.4.4 Vliv preference končetiny

Trénink pro drezúru i parkurové skákání koně nutí, aby byl dokonale poslušný svému jezdcovi a rozvíjel svůj svalový systém tak, aby získal dokonalou rovnováhu pod nezvyklou hmotností jezdce. Pod váhou jezdce má mladý nebo nezkušený kůň tendenci zaujmout šikmou linii pohybu, ve které zadní kopyta nesledují přesnou linii předních kopyt. Tento jev může být způsoben preferenčním využíváním jedné strany těla.

Jinými slovy, kůň vykazuje silnou a slabou stránku. Jezdec také vnímá stranovou preferenci koně ve formě více nebo méně výrazné tuhosti koně na jedné straně. Když kůň dává přednost levé straně, tak je zpočátku pružnější a ochotnější k pohybu po levé ose, zatímco vykazuje určitý odpor na straně pravé. Ztuhlost a odpor jsou obzvláště patrné na koňské čelisti a svalech krku.

Pokud kůň preferuje levou stranu, pak je mnohem snazší učit takového koně, aby se správně ohýbal doleva. Pravá přední noha a levá zadní noha jsou v tomto případě silnější a tvoří nosnou úhlopříčku. Nicméně hlavním cílem výcviku je naučit koně rozvíjet obě strany stejně dobře, čímž se zlepšší mechanické schopnosti koně.

Když je přítomen silný počáteční rozdíl v preferenci mezi dvěma stranami, k dosažení stejné oboustranné schopnosti je zapotřebí mnohem delší doba tréninku, než pokud by byl tento rozdíl minimální. Jedná se o přirozenou asymetrii motorických funkcí a tak je těžké ji úplně zvrátit, nicméně správným tréninkem ji lze značně upravit a minimalizovat. Nicméně koně různých plemen, kteří byli dříve během svého života trénováni v drezúře a parkurovém skákání, vykazují poměrně silnou a stabilní preferenci pro práci vlevo (Meij & Meij 1980).

McGreevy a Rogers se ve svém výzkumu zaměřili na dostihové koně – anglické plnokrevníky. V rámci motorické laterality pozorovali preferenční využití končetin. Zjistili, že preferenční využití jedné z předních končetin se zvyšovalo s věkem koně. To by mohlo být způsobeno buď zráním jedince nebo účinkem tréninku a celkovou manipulací ze strany lidí (McGreevy & Rogers 2005).

3.4.5 Cval – asymetrický chod

Závodní koně často využívají asymetrický chod - cval. Bylo prokázáno, že vykazují výraznou laterální silnou preferenci pro cval s vedoucí levou přední končetinou a to i v případě, když jsou trénováni v přímých liniích (Deuel & Lawrence 1987).

Během cvalu vychází pohyb koně od levé zadní nohy (při cvalu na pravou ruku), nebo od pravé zadní nohy (při cvalu na levou ruku). Při přechodu do cvalu, ať už z místa, kroku nebo klusu, se musí kůň rozhodnout, který vzorec cvalu použije.

U dostihových koní bylo zjištěno, že 90% koní dává přednost cvalu na pravou ruku a jen 10% koní cválá raději na levou ruku. Ukázalo se, že koně poběží podle preferovaného vzorce, pokud nejsou nuceni přeskocit do druhého vzorce, během zatáčení nebo kvůli zranění či únavě - obzvláště ke konci dostihu (Williams & Norris 2007).

Obecně napříč plemeny koní platí, že cval s vedoucí levou přední končetinou (tedy cval na pravou ruku) si koně vybírají dvakrát častěji, než cval s vedoucí pravou přední končetinou (tedy cval na levou ruku). Rychlost a délka jednotlivých kroků při cvalu na pravou ruku je větší, než při cvalu na levou ruku.

Výběr vedoucí pravé přední končetiny může koním umožnit, aby se neunavili příliš rychle a vydrželi větší pracovní zatížení, ovšem na druhou stranu se může jednat o kontraproduktivní čin, neboť koně tím můžeme naopak přimět k tomu, aby pro cval ještě více využívali přednostně jako vedoucí levou přední končetinu. Lateralita může mít důležitý vliv na pohybový vzorec cvalu koní a tím ovlivňuje jejich sportovní výkon (Deuel & Lawrence 1987).

4 Závěr

Mozková lateralizace a v důsledku tedy i funkční lateralizace se v průběhu evoluce ukázala jako velmi užitečný směr vývoje. Umožňuje vyšší rozvoj živočichů tím, že zvyšuje jejich nervovou kapacitu. Významnou výhodou je i možnost selektivního zaměření pozornosti na dva vjemy. Jedná se o jev, který je obzvláště patrný u druhů s laterálně umístěnými očima, mezi něž patří i koně. Zde lze jako příklad využít situaci, kdy jednou hemisférou kůň více sleduje situaci ve stádě, komunikaci uvnitř stáda, a druhou hemisférou se zaměřuje na hlídání okolí kvůli potenciálnímu nebezpečí.

Lateralita obecně, ale především senzorycká a motorická lateralizace patří mezi velkou skupinu jevů ovlivňujících učení. Každý živočich se nachází v neustálém procesu učení. Malé hříbě se nejdříve seznamuje se světem, cvičí se v komunikaci s dalšími jedinci, zjišťuje své postavení nejen ve stádě, ale i vůči člověku. Pomocí hry s dalšími hříbaty a pozorováním dospělých jedinců se učí vypořádat s běžnými jevy ve svém okolí. V intenzivním učení pokračuje i během výcviku, kterým jej provází člověk. Od základního jezdeckého výcviku po vysokou náročnost různých sportovních disciplín.

Koně vnímají své okolí každou mozkovou hemisférou odlišně. Tedy má velký vliv, ve kterém zorném poli se děj odehrává. Již bylo zjištěno, že pravá hemisféra více vnímá hrozby a zodpovídá za výraznější strachové reakce, naproti tomu levá hemisféra se zaměřuje na stálé, již zažitě a vyrovnanější chování. Pokud tedy koni ukážeme neznámý předmět nejdříve z jeho pravé strany, zareaguje mnohem klidněji, než kdyby jej viděl prvně z levé strany (Austin & Rogers 2007).

U koní lze pozorovat mnohé asymetrie, jejichž znalost může pomoci trenérům i jezdcům. Mezi důležité asymetrie patří větší obratnost jedné strany těla, dominantní využití jedné přední končetiny i samotný cval, chod nejčastěji využívaný dostihovými koňmi. S tím souvisí i různé zatížení jednotlivých částí těla a možnost vzniku fyzických asymetrií, které nadále zvýrazňují jednotlivé rozdíly. Lateralizace na bázi smyslové se významnou měrou podílí na vnímání světa a tím ovlivňuje i proces učení.

Lidé se neustále snaží přijít na veškeré přírodní zákonitosti učení, pochopit, jakým způsobem koně komunikují, jak nejnázem je lze naučit novým věcem, jak co nejvíce zefektivnit možnosti tréninku a zpříjemnit tuto cestu nejen sobě, ale i koním. Pochopení a plné využití principů laterality má velký potenciál do budoucnosti.

5 Literatura

- Aisner R, Terkel J. 1992. Ontogeny of pine-cone opening behavior in the black rat, *rattus-rattus*. *Animal Behaviour* **44**:327-336.
- Atkinson RC, Shiffrin RM. 1971. The control of short-term memory. *Scientific American* **225**:82-91.
- Austin NP, Rogers LJ. 2007. Asymmetry of flight and escape turning responses in horses. *Laterality* **12**:464-474.
- Austin NP, Rogers LJ. 2012. Limb preferences and lateralization of aggression, reactivity and vigilance in feral horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour* **83**:239-247.
- Austin NP, Rogers LJ. 2014. Lateralization of agonistic and vigilance responses in Przewalski horses (*Equus przewalskii*). *Applied Animal Behaviour Science* **151**:43-50.
- Baker AEM, Crawford BH. 1986. Observational-learning in horses. *Applied Animal Behaviour Science* **15**:7-13.
- Baldwin BA. 1979. Operant studies on shape discrimination in goats. *Physiology & Behavior* **23**:455-459.
- Baragli P, Padalino B, Telatin A. 2015. The role of associative and non-associative learning in the training of horses and implications for the welfare (a review). *Annali Dell Istituto Superiore Di Sanita* **51**:40-51.
- Baragli P, Vitale V, Paoletti E, Mengoli M, Sighieri C. 2011. Encoding the object position for assessment of short term spatial memory in horses (*Equus caballus*). *International Journal of Comparative Psychology* **24**.
- Basile M, Boivin S, Boutin A, Blois-Heulin C, Hausberger M, Lemasson A. 2009a. Socially dependent auditory laterality in domestic horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* **12**:611-619.
- Basile M, Lemasson A, Blois-Heulin C. 2009b. Social and Emotional Values of Sounds Influence Human (*Homo sapiens*) and Non-Human Primate (*Cercopithecus campbelli*) Auditory Laterality. *PLOS ONE* **4**:e6295.
- Betti E. 2000. Osseous and muscular asymmetry in dogs. *Revue De Medecine Veterinaire* **151**:127-142.
- Bisazza A, Facchin L, Vallortigara G. 2000. Heritability of lateralization in fish: concordance of right-left asymmetry between parents and offspring. *Neuropsychologia* **38**:907-912.
- Bisazza A, J. Rogers L, Vallortigara G. 1998. The Origins of Cerebral Asymmetry: A Review of Evidence of Behavioural and Brain Lateralization in Fishes, Reptiles and Amphibians. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **22**:411-426.
- Blumstein DT, Williams DM. 2018. Animal Behavior: Social Learning by a Whisker. *Current Biology* **28**:R658-R660.
- Borod JC, Cicero BA, Obler LK, Welkowitz J, Erhan HM, Santschi C, Grunwald IS, Agosti RM, Whalen JR. 1998. Right hemisphere emotional perception: Evidence across multiple channels. *Neuropsychology* **12**:446-458.
- Boye M, Gunturkun O, Vauclair J. 2005. Right ear advantage for conspecific calls in adults and subadults, but not infants, California sea lions (*Zalophus californianus*): hemispheric specialization for communication? *European Journal of Neuroscience* **21**:1727-1732.
- Brubaker L, Udell MAR. 2016. Cognition and learning in horses (*Equus caballus*): What we know and why we should ask more. *Behavioural Processes* **126**:121-131.

- Byrne JH, Hawkins RD. 2015. Nonassociative learning in invertebrates. *Cold Spring Harbor perspectives in biology* **7**:a021675.
- Chiarello C, Vazquez D, Felton A, McDowell A. 2016. Structural asymmetry of the human cerebral cortex: Regional and between-subject variability of surface area, cortical thickness, and local gyrification. *Neuropsychologia* **93**:365-379.
- Christensen JW, Zharkikh T, Ladewig J. 2008. Do horses generalise between objects during habituation? *Applied Animal Behaviour Science* **114**:509-520.
- Cirulli F, Borgi M, Berry A, Francia N, Alleva E. 2011. Animal-assisted interventions as innovative tools for mental health. *Annali dell'Istituto superiore di sanità* **47**:341-348.
- Clarke JV, Nicol CJ, Jones R, McGreevy PD. 1996. Effects of observational learning on food selection in horses. *Applied Animal Behaviour Science* **50**:177-184.
- Clayton DA. 1978. Socially facilitated behavior. *The Quarterly Review of Biology* **53**:373-392.
- Cooper JJ. 1998. Comparative learning theory and its application in the training of horses. *Equine Veterinary Journal* **30**:39-43.
- Corballis MC. 2009. The evolution and genetics of cerebral asymmetry. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **364**:867-879.
- Cozzi A, Sighieri C, Gazzano A, Nicol CJ, Baragli P. 2010. Post-conflict friendly reunion in a permanent group of horses (*Equus caballus*). *Behavioural processes* **85**:185-190.
- Dalin G, Magnusson LE, Thafvelin BC. 1985. Retrospective study of hindquarter asymmetry in standardbred trotters and its correlation with performance. *Equine Veterinary Journal* **17**:292-296.
- Dane S, Akar S, Hacibeyoglu I, Varoglu E. 2001. Differences between right- and left-femoral bone mineral densities in right- and left-handed men and women. *International Journal of Neuroscience* **111**:187-192.
- Davidson RJ. 1990. Cerebral asymmetry, emotion and affective style. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology* **12**:62-62.
- De Boyer Des Roches A, Richard-Yris M-A, Henry S, Ezzaouia M, Hausberger M. 2008. Laterality and emotions: Visual laterality in the domestic horse (*Equus caballus*) differs with objects' emotional value. *Physiology & Behavior* **94**:487-490.
- Deuel NR, Lawrence LM. 1987. Laterality in the gallop gait of horses. *Journal of Biomechanics* **20**:645-649.
- Doherty O, McGreevy PD, Pearson G. 2017. The importance of learning theory and equitation science to the veterinarian. *Applied Animal Behaviour Science* **190**:111-122.
- Domjan M. 1993. *Domjan and Burkhard's The Principles of Learning and Behaviour*. Pacific Grove: Brooks. Cole Publishing Co.
- Ennik I, Liinamao AE, Leighton E, van Arendonk J. 2006. Suitability for field service in 4 breeds of guide dogs. *Journal of Veterinary Behavior-Clinical Applications and Research* **1**:67-74.
- Fabrethorpe M, Fagot J, Lorincz E, Levesque F, Vauclair J. 1993. Laterality in cats - paw preference and performance in a visuomotor activity. *Cortex* **29**:15-24.
- Fox MD, Corbetta M, Snyder AZ, Vincent JL, Raichle ME. 2006. Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**:6.
- Frasnelli E, Vallortigara G, Rogers LJ. 2012. Left-right asymmetries of behaviour and nervous system in invertebrates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* **36**:1273-1291.

- Friederici AD, Alter K. 2004. Lateralization of auditory language functions: A dynamic dual pathway model. *Brain and Language* **89**:267-276.
- Frost HM. 1987. Bone mass and the mechanostat - a proposal. *Anatomical Record* **219**:1-9.
- Fureix C, Jago P, Sankey C, Hausberger M. 2009. How horses (*Equus caballus*) see the world: humans as significant "objects". *Animal Cognition* **12**:643-654.
- Gao Y, Budlong C, Durlacher E, Davison IG. 2017. Neural mechanisms of social learning in the female mouse. *Elife* **6**:21.
- Glick SD, Cox RD. 1978. Nocturnal rotation in normal rats: Correlation with amphetamine-induced rotation and effects of nigro-striatal lesions. *Brain Research* **150**:149-161.
- Goodwin D. 1999. The importance of ethology in understanding the behaviour of the horse. *Equine Veterinary Journal* **31**:15-19.
- Grandin T, Odde KG, Schutz DN, Behrens LM. 1994. The reluctance of cattle to change a learned choice may confound preference tests. *Applied Animal Behaviour Science* **39**:21-28.
- Graves RE, Potter SM. 1988. Speaking from two sides of the mouth. *Visible language* **22**:128.
- Gunturkun O, Diekamp B, Manns M, Nottelmann F, Prior H, Schwarz A, Skiba M. 2000. Asymmetry pays: visual lateralization improves discrimination success in pigeons. *Current Biology* **10**:1079-1081.
- Hanggi EB, Ingersoll JF. 2009. Long-term memory for categories and concepts in horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* **12**:451-462.
- Hanson PD, Markel MD. 1994. Radiographic geometric variation of equine long bones. *American Journal of Veterinary Research* **55**:1220-1227.
- Harrington A. 1995. Unfinished business: models of laterality in the nineteenth century. *Brain asymmetry*:3-27.
- Hausmann M, Hodgetts S, Eerola T. 2016. Music-induced changes in functional cerebral asymmetries. *Brain and Cognition* **104**:58-71.
- Heird JC, Whitaker DD, Bell RW, Ramsey CB, Lokey CE. 1986. The effects of handling at different ages on the subsequent learning-ability of 2-year-old horses. *Applied Animal Behaviour Science* **15**:15-25.
- Heleski C, Bauson L, Bello N. 2008. Evaluating the addition of positive reinforcement for learning a frightening task: A pilot study with horses. *Journal of Applied Animal Welfare Science* **11**:213-222.
- Heyes CM. 1994. Social-learning in animals - categories and mechanisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **69**:207-231.
- Holowka S, Petitto LA. 2002. Left hemisphere cerebral specialization for babies while babbling. *Science* **297**:1515-1515.
- Hook-Costigan MA, Rogers LJ. 1998. Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia* **36**:1265-1273.
- Hope C, Santi A. 2004. Pigeons' memory for number of events: Effects of intertrial interval and delay interval illumination. *Learning and Motivation* **35**:348-370.
- Hopkins WD. 1996. Chimpanzee handedness revisited: 55 years since Finch (1941). *Psychonomic Bulletin & Review* **3**:449-457.
- Hopkins WD, Leavens DA. 1998. Hand use and gestural communication in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology* **112**:95-99.
- Hopkins WD, Russell JL, Cantalupo C. 2007. Neuroanatomical correlates of handedness for tool use in chimpanzees (*Pan troglodytes*) - Implication for theories on the evolution of language. *Psychological Science* **18**:971-977.

- Hopkins WD, Russell JL, Cantalupo C, Freeman H, Schapiro SJ. 2005. Factors influencing the prevalence and handedness for throwing in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology* **119**:363-370.
- Ioffe ME, Pletneva EV, Stashkevich IS. 2002. Nature of functional motor asymmetry in animals: State of the problem. *Zhurnal Vysshei Nervnoi Deyatelnosti Imeni I P Pavlova* **52**:5-16.
- Jansen A, Lohmann H, Scharfe S, Sehlmeier C, Deppe M, Knecht S. 2007. The association between scalp hair-whorl direction, handedness and hemispheric language dominance:: Is there a common genetic basis of lateralization? *NeuroImage* **35**:853-861.
- Kamprath K, Wotjak CT. 2004. Nonassociative learning processes determine expression and extinction of conditioned fear in mice. *Learning & memory* **11**:770-786.
- Kratzer DD, Netherland WM, Pulse RE, Baker JP. 1977. Maze-learning in quarter horses. *Journal of Animal Science* **45**:896-902.
- Krueger K, Flauger B, Farmer K, Maros K. 2011. Horses (*Equus caballus*) use human local enhancement cues and adjust to human attention. *Animal Cognition* **14**:187-201.
- Krugman HE, Hartley EL. 1970. Passive learning from television. *Public Opinion Quarterly* **34**:184-190.
- Kusunose R, Yamanobe A. 2002. The effect of training schedule on learned tasks in yearling horses. *Applied Animal Behaviour Science* **78**:225-233.
- Lampe JF, Andre J. 2012. Cross-modal recognition of human individuals in domestic horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* **15**:623-630.
- Lanyon LE. 1990. The physiological basis of training the skeleton. *Equine Veterinary Journal* **22**:8-13.
- Larose C, Richard-Yris MA, Hausberger M, Rogers LJ. 2006. Laterality of horses associated with emotionality in novel situations. *Laterality* **11**:355-367.
- Laska M, Tutsch M. 2000. Laterality of tail resting posture in three species of New World primates. *Neuropsychologia* **38**:1040-1046.
- Leiner L, Fendt M. 2011. Behavioural fear and heart rate responses of horses after exposure to novel objects: Effects of habituation. *Applied Animal Behaviour Science* **131**:104-109.
- Levy J. 1977. The mammalian brain and the adaptive advantage of cerebral asymmetry. *Annals of the New York Academy of Sciences*:9.
- Liljenstolpe C. 2009. Horses in Europe. *EU Equus* **32**.
- Lippolis G, Bisazza A, Rogers LJ, Vallortigara G. 2002. Lateralisation of predator avoidance responses in three species of toads. *Laterality* **7**:163-183.
- Llaurens V, Raymond M, Faurie C. 2009. Why are some people left-handed? An evolutionary perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **364**:881-884.
- MacNeilage PF. 2013. Vertebrate whole-body-action asymmetries and the evolution of right handedness: A comparison between humans and marine mammals. *Developmental Psychobiology* **55**:577-587.
- MacNeilage PF, Rogers LJ, Vallortigara G. 2009. Origins of the left & right brain. *Scientific American* **301**:60-67.
- Manning A, Dawkins MS 1998. *An introduction to animal behaviour*. Cambridge University Press.

- Marinier SL, Alexander AJ. 1994. The use of a maze in testing learning and memory in horses. *Applied Animal Behaviour Science* **39**:177-182.
- Marr I, Farmer K, Kruger K. 2018. Evidence for Right-Sided Horses Being More Optimistic than Left-Sided Horses. *Animals* **8**:10.
- McBride SD, Mills DS. 2012a. Psychological factors affecting equine performance. *Bmc Veterinary Research* **8**:11.
- McBride SD, Mills DS. 2012b. Psychological factors affecting equine performance. *BMC veterinary research* **8**:180.
- McCall CA. 1990. A review of learning-behavior in horses and its application in horse training. *Journal of Animal Science* **68**:75-81.
- McCall CA. 2007. Making equine learning research applicable to training procedures. *Behavioural processes* **76**:27-28.
- McCall CA, Potter GD, Friend TH, Ingram RS. 1981. Learning-abilities in yearling horses using the hebb-williams closed field maze. *Journal of Animal Science* **53**:928-933.
- McGreevy P 2004. *Equine behavior: a guide for veterinarians and equine scientists*. Saunders, An Imprint of Elsevier Limited.
- McGreevy PD. 2007. The advent of equitation science. *Veterinary Journal* **174**:492-500.
- McGreevy PD, McLean AN. 2007. Roles of learning theory and ethology in equitation. *Journal of Veterinary Behavior* **2**:108-118.
- McGreevy PD, Rogers LJ. 2005. Motor and sensory laterality in thoroughbred horses. *Applied Animal Behaviour Science* **92**:337-352.
- McGreevy PD, Thomson PC. 2006. Differences in motor laterality between breeds of performance horse. *Applied Animal Behaviour Science* **99**:183-190.
- McLean A 2003. *truth about horses*. Viking/Penguin Books.
- McLean AN. 2004. Short-term spatial memory in the domestic horse. *Applied Animal Behaviour Science* **85**:93-105.
- McLean AN. 2005. The positive aspects of correct negative reinforcement. *Anthrozoos* **18**:245-254.
- McVey A, Wilkinson A, Mills DS. 2018. Social learning in horses: The effect of using a group leader demonstrator on the performance of familiar conspecifics in a detour task. *Applied Animal Behaviour Science* **209**:47-54.
- Meij HS, Meij JCP. 1980. Functional asymmetry in the motor system of the horse. *South African Journal of Science* **76**:552-556.
- Mills DS. 1998. Applying learning theory to the management of the horse: the difference between getting it right and getting it wrong. *Equine Veterinary Journal* **30**:44-48.
- Moberg GP, Mench JA 2000. *The biology of animal stress: basic principles and implications for animal welfare*. CABI.
- Murphy J, Arkins S. 2007. Equine learning behaviour. *Behavioural Processes* **76**:1-13.
- Murphy J, Arkins S. 2008. Facial hair whorls (trichoglyphs) and the incidence of motor laterality in the horse. *Behavioural Processes* **79**:7-12.
- Murphy J, Sutherland A, Arkins S. 2005. Idiosyncratic motor laterality in the horse. *Applied Animal Behaviour Science* **91**:297-310.
- Murphy J, Waldmann T, Arkins S. 2004. Sex differences in equine learning skills and visuo-spatial ability. *Applied Animal Behaviour Science* **87**:119-130.
- Nicol CJ. 2002. Equine learning: progress and suggestions for future research. *Applied Animal Behaviour Science* **78**:193-208.
- Ninomiya S. 2007. Social learning and stereotypy in horses. *Behavioural Processes* **76**:22-23.

- Noonan M, Axelrod S. 1989. The stability and intertest consonance of lateral postural—motor biases in rats: results and implications. *Behavioral and neural biology* **52**:386-405.
- Park ES, Rha D-W, Shin JS, Kim S, Jung S. 2014. Effects of hippotherapy on gross motor function and functional performance of children with cerebral palsy. *Yonsei medical journal* **55**:1736-1742.
- Pascual A, Huang KL, Neveu J. 2004. Brain asymmetry and longterm memory. *Nature*:2.
- Pavlov IP. 1927. *Conditioned reflexes* Oxford. UK: Oxford University Press [Google Scholar].
- Pearce GP, May-Davis S, Greaves D. 2005. Femoral asymmetry in the Thoroughbred racehorse. *Australian Veterinary Journal* **83**:367-370.
- Pearce JM, Bouton ME. 2001. Theories of associative learning in animals. *Annual review of psychology* **52**:111-139.
- Price EO. 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science* **65**:245-271.
- Proops L, Walton M, McComb K. 2010. The use of human-given cues by domestic horses, *Equus caballus*, during an object choice task. *Animal Behaviour* **79**:1205-1209.
- Pullen AJ, Merrill RJN, Bradshaw JWS. 2012. Habituation and dishabituation during object play in kennel-housed dogs. *Animal Cognition* **15**:1143-1150.
- Quaranta A, Siniscalchi M, Vallortigara G. 2007. Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli. *Current Biology* **17**:R199-R201.
- Reinholz-Trojan A, Włodarczyk E, Trojan M, Kulczyński A, Stefańska J. 2012. Hemispheric specialization in domestic dogs (*Canis familiaris*) for processing different types of acoustic stimuli. *Behavioural Processes* **91**:202-205.
- Ringo JL, Doty RW, Demeter S, Simard PY. 1994. Time is of the essence - a conjecture that hemispheric-specialization arises from interhemispheric conduction delay. *Cerebral Cortex* **4**:331-343.
- Rivera E, Benjamin S, Nielsen B, Shelle J, Zanella AJ. 2002. Behavioral and physiological responses of horses to initial training: the comparison between pastured versus stalled horses. *Applied Animal Behaviour Science* **78**:235-252.
- Robinson Rg. 1985. Lateralized behavioral and neurochemical consequences of unilateral brain injury in rats. Pages 135 - 156. *Cerebral lateralization in nonhuman species*. Academic Press.
- Rogers LJ. 1980. Lateralization in the avian brain. *Bird Behaviour* 2: 112.[aGV](1982) Light experience and asymmetry of brain function in chickens. *Nature*.
- Rogers LJ. 1990. Light input and the reversal of functional lateralization in the chicken brain. *Behavioural Brain Research* **38**:211-221.
- Rogers LJ. 2000. Evolution of hemispheric specialization: Advantages and disadvantages. *Brain and Language* **73**:236-253.
- Rogers LJ. 2002. Lateralization in vertebrates: Its early evolution, general pattern, and development. *Advances in the Study of Behavior*, Vol 31 **31**:107-161.
- Rogers LJ. 2010. Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science* **127**:1-11.
- Rogers LJ, Andrew RJ 2002. *Comparative Vertebrate Lateralization*. Cambridge University Press, United States of America, New York.
- Rogers LJ, Deng C. 1999. Light experience and lateralization of the two visual pathways in the chick. *Behavioural Brain Research* **98**:277-287.

- Rogers LJ, Zappia JV, Bullock SP. 1985. Testosterone and eye-brain asymmetry for copulation in chickens. *Experientia* **41**:1447-1449.
- Rogers LJ, Zucca P, Vallortigara G. 2004. Advantages of having a lateralized brain. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **271**:S420-S422.
- Rorvang MV, Christensen JW, Ladewig J, McLean A. 2018. Social Learning in Horses-Fact or Fiction? *Frontiers in Veterinary Science* **5**:8.
- Salgirli Demirbas Y, Isparta S, Ozturk H, Safak E, Emre B, Piskin İ, Kaya U, Sagmanligil V, Akgul B, Da Graça Pereira G. 2019. Functional cerebral asymmetry in dogs living under different environmental conditions. *Behavioural Processes* **165**:4-8.
- Sankey C, Henry S, André N, Richard-Yris M-A, Hausberger M. 2011. Do horses have a concept of person? *Plos One* **6**.
- Sankey C, Richard-Yris MA, Henry S, Fureix C, Nassur F, Hausberger M. 2010a. Reinforcement as a mediator of the perception of humans by horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* **13**:753-764.
- Sankey C, Richard-Yris MA, Leroy H, Henry S, Hausberger M. 2010b. Positive interactions lead to lasting positive memories in horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour* **79**:869-875.
- Sappington BKF, McCall CA, Coleman DA, Kuhlers DL, Lishak RS. 1997. A preliminary study of the relationship between discrimination reversal learning and performance tasks in yearling and 2-year-old horses. *Applied Animal Behaviour Science* **53**:157-166.
- Savin H, Randle H. 2011. The relationship between facial whorl characteristics and laterality exhibited in horses. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **5**:295-296.
- Schacter D. 1996. *Searching for Memory: the Brain, the Mind, and the Past*. New York: Basis Book.
- Scheumann M, Zimmermann E. 2008. Sex-specific asymmetries in communication sound perception are not related to hand preference in an early primate. *BMC biology* **6**:3.
- Settles B. 2009. Active learning literature survey.
- Shiratori H, Sakuma R, Watanabe M, Hashiguchi H, Mochida K, Sakai Y, Nishino J, Saijoh Y, Whitman M, Hamada H. 2001. Two-step regulation of left-right asymmetric expression of *Pitx2*: Initiation by nodal signaling and maintenance by *Nkx2*. *Molecular Cell* **7**:137-149.
- Shivley C, Grandin T, Deesing M. 2016. Behavioral Laterality and Facial Hair Whorls in Horses. *Journal of Equine Veterinary Science* **44**:62-66.
- Siniscalchi M, Quaranta A, Rogers LJ. 2008. Hemispheric Specialization in Dogs for Processing Different Acoustic Stimuli. *Plos One* **3**:7.
- Skinner Burrhus F. 1938. *The behaviour of organisms*. Appleton-Century-Crofts, Nueva York.
- Sobel N, Supin AY, Myslobodsky MS. 1994. Rotational swimming tendencies in the dolphin (*tursiops-truncatus*). *Behavioural Brain Research* **65**:41-45.
- Sondergaard E, Jensen MB, Nicol CJ. 2011. Motivation for social contact in horses measured by operant conditioning. *Applied Animal Behaviour Science* **132**:131-137.
- Sovrano VA. 2004. Visual lateralization in response to familiar and unfamiliar stimuli in fish. *Behavioural Brain Research* **152**:385-391.
- Stone SM. 2010. Human facial discrimination in horses: can they tell us apart? *Animal cognition* **13**:51-61.
- Swinker AM, Deesing MJ, Tanner M, Grandin T. 1994. Observation of normal and abnormal hair whorl patterning on the equine forehead *Journal of Animal Science* **72**.

- Thompson F, Ketcham CJ, Hall EE. 2014. Hippotherapy in children with developmental delays: Physical function and psychological benefits. *Advances in Physical Education* **2014**.
- Thorndike EL. 1898. Animal intelligence: an experimental study of the associative processes in animals. *The Psychological Review: Monograph Supplements* **2**:i.
- Tomkins LM, McGreevy PD, Branson NJ. 2010. Lack of standardization in reporting motor laterality in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Journal of Veterinary Behavior-Clinical Applications and Research* **5**:235-239.
- Tomkins LM, Thomson PC, McGreevy PD. 2012a. Associations between motor, sensory and structural lateralisation and guide dog success. *Veterinary Journal* **192**:359-367.
- Tomkins LM, Williams KA, Thomson PC, McGreevy PD. 2012b. Lateralization in the domestic dog (*Canis familiaris*): Relationships between structural, motor, and sensory laterality. *Journal of Veterinary Behavior-Clinical Applications and Research* **7**:70-79.
- Tomlinson JE, Sage AM, Turner TA. 2003. Ultrasonographic abnormalities detected in the sacroiliac area in twenty cases of upper hindlimb lameness. *Equine Veterinary Journal* **35**:48-54.
- Tommasi L. 2009. Mechanisms and functions of brain and behavioural asymmetries. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **364**:855-859.
- Valencia-Alfonso CE, Verhaal J, Gunturkun O. 2009. Ascending and descending mechanisms of visual lateralization in pigeons. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **364**:955-963.
- Vallortigara G, Andrew RJ. 1991. Lateralization of response by chicks to change in a model partner. *Animal Behaviour* **41**:187-194.
- Vallortigara G, Rogers LJ. 2005. Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences* **28**:575-+.
- Vallortigara G, Rogers LJ, Bisazza A, Lippolis G, Robins A. 1998. Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads. *Neuroreport* **9**:3341-3344.
- Ventura AK. 2017. Does Breastfeeding Shape Food Preferences Links to Obesity. *Annals of Nutrition and Metabolism* **70**:8-15.
- Vianna MRM, Alonso M, Viola H, Quevedo J, De Paris F, Furman M, de Stein ML, Medina JH, Izquierdo I. 2000. Role of hippocampal signaling pathways in long-term memory formation of a nonassociative learning task in the rat. *Learning & memory* **7**:333-340.
- Visser EK, van Reenen CG, Schilder MBH, Barneveld A, Blokhuis H. 2003. Learning performances in young horses using two different learning tests. *Applied Animal Behaviour Science* **80**:311-326.
- Waran N, Casey R. 2005. Horse training. *The domestic horse: the origins, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, UK:184-195.
- Waran N, McGreevy P, Casey RA. 2007. Training methods and horse welfare. Pages 151-180. *The welfare of horses*. Springer.
- Warren-Smith A, McGreevy P. 2010. The use of pedometers to estimate motor laterality in grazing horses. *Journal of Veterinary Behavior* **5**:177-179.
- Watson KM, Stitson DJ, Davies HMS. 2003. Third metacarpal bone length and skeletal asymmetry in the Thoroughbred racehorse. *Equine Veterinary Journal* **35**:712-714.
- West CM. 2006. AAEP Convention 2005: Equine Learning Ability. *The Horse*. Available from <https://thehorse.com/129184/aaep-convention-2005-equine-learning-ability/> (accessed February 2006)

- Whiten A, Spiteri A, Horner V, Bonnie KE, Lambeth SP, Schapiro SJ, de Waal FBM. 2007. Transmission of multiple traditions within and between chimpanzee groups. *Current Biology* **17**:1038-1043.
- Williams DE, Norris BJ. 2007. Laterality in stride pattern preferences in racehorses. *Animal Behaviour* **74**:941-950.
- Willis GL, Mein G. 1983. Classical-conditioning of milk ejection using a novel conditioned-stimulus. *Applied Animal Ethology* **9**:231-237.
- Wilson GH, McDonald K, O'Connell MJ. 2009. Skeletal forelimb measurements and hoof spread in relation to asymmetry in the bilateral forelimb of horses. *Equine Veterinary Journal* **41**:238-241.
- Wittling W, Block A, Schweiger E, Genzel S. 1998. Hemisphere asymmetry in sympathetic control of the human myocardium. *Brain and Cognition* **38**:17-35.
- Wittling W, Pflüger M. 1990. Neuroendocrine hemisphere asymmetries: Salivary cortisol secretion during lateralized viewing of emotion-related and neutral films. *Brain and Cognition* **14**:243-265.
- Yoshioka Y, Siu D, Cooke TDV. 1987. The anatomy and functional axes of the femur. *Journal of Bone and Joint Surgery-American Volume* **69A**:873-880.