Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Preference pravé a levé horní končetiny u primátů a její stabilita

Bakalářská práce

Veronika Blažková

Vedoucí práce

Mgr. Martina Konečná, Ph. D.

České Budějovice 2014

Blažková, V., 2014. Preference pravé a levé horní končetiny u primátů a její stabilita. [The preference for the right and the left upper limb in primates and its stability. Bc. Thesis, in Czech]- 51p., Faculty of Science, University in South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Hand preference in primates was studied, especially in terms of comparing preferences for different actions and stability of these preferences in the life of an individual. A summary of researches on hand preferences in primates was made and commented.

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě, elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích

Veronika Blažková

Poděkování

Především bych chtěla velmi poděkovat své trpělivé školitelce Martině Konečné, za její přátelský a obětavý přístup, za cenné informace a velikou pomoc, při vytváření práce.

Dále bych chtěla poděkovat své rodině, za podporu a důvěru. Děkuji i za podporu během celého studia, bez které bych se k této práci ani nedostala.

Nakonec bych chtěla poděkovat všem učitelům či profesorům, jejichž výuka a předané vědomosti mi byli velmi užitečné při tvorbě této práce.

OBSAH

SOUHRN.....1

1. ÚVOD

1.1. Lateralita a preference končetin.....2

1.1.1. Výzkum laterality u ostatních druhů zvířat.....3

1.1.2. Vysvětlení základních pojmů.....5

1.2. Hlavní teorie preferencí horních končetin u primátů.....6

1.2.1. Výzkum preferencí horních končetin u primátů.....9

1.2.2. Pozorované činnosti.....10

1.2.3. Analýza získaných dat.....12

2. STABILITA PREFERENCÍ KONČETIN U PRIMÁTŮ

2.1. Faktory, ovlivňující preferenci končetin.....14

2.2. Stabilita preferencí končetin během života jedince.....15

2.3. Vliv dědičnosti a prostředí na stabilitu preferencí končetin.....17

3. PŘEHLED VÝZKUMŮ PREFERENCÍ KONČETIN U PRIMÁTŮ

3.1. Přehled výzkumů do roku 1997.....19

3.2. Přehled výzkumů od roku 1997.....22

3.3. Shrnutí tabulek.....22

3.3.1. Preference horních končetin u poloopic.....24

3.3.2. Preference horních končetin u novosvětských opic.....24

3.3.3. Preference horních končetin u starosvětských opic

3.3.3.1. Kočkodanovití.....25

3.3.3.2. Lidoopi.....25

3.3.4. Shrnutí.....26

3.3.5. Potenciální problémy při srovnávání jednotlivých studií.....27

4. ZÁVĚR.....30

5. POUŽITÁ LITERATURA.....31

6. PŘÍLOHY.....47

SOUHRN

Preference jedné končetiny při nejrůznějších motorických akcích je lateralizovaným chováním, které je připisováno strukturní a funkční asymetrii mozkových hemisfér. Tato vlastnost byla v minulosti považována za unikátní pro člověka, ale mnoho studií dnes ukazuje, že se vyskytuje u široké škály živočišných druhů.

Preference končetin se stala nejčastěji zkoumaným druhem lateralizovaného chování a nejvíce pozornosti se upírá k výzkumu preferencí končetin primátů. Důvodem je, že primáti, zvláště lidoopi, jsou nejbližšími příbuznými člověka. Anatomie a zručnost horních končetin primátů jsou v řadě aspektů téměř identické s končetinami lidí, a proto se primáti stali ve výzkumu preferencí modelovým organismem pro výzkum vývoje lidské laterality.

Nejčastěji kladenými otázkami ve výzkumu preferencí končetin se staly tyto: Vyskytují se u primátů preference, srovnatelné s preferencemi lidí? Vykazují primáti stranové preference končetin u jednotlivých úkolů? Jsou preference, pozorované u různých úkolů, konzistentní? Jak jsou stranové preference končetin distribuovány v rámci skupiny, v rámci druhu?

Hlavním úkolem této bakalářské práce bylo vytvořit přehled publikovaných prací, týkajících se preferencí končetin u primátů a vyhodnotit, jaké druhy jsou studovány, při jakých činnostech je preference pozorována a zda jedinci a celé populace vykazují stranové preference končetin. Jako základ mi sloužilo review prací publikovaných do roku 1997 (McGrew a Marchant, 1997), které jsem doplnila o práce publikované do roku 2013. Při mezidruhovém srovnání jsem se také soustředila na možné nedostatky či rozpory v nalezených studiích. Další cílem bylo zjistit, zda se autoři studií zabývají také stabilitou preference končetin u primátů. A pokud ano, zhodnotit, zda se jedná o jev stabilní během života jedince a případně, které faktory by mohly stabilitu ovlivňovat. Tato rešerše bude sloužit jako odrazový můstek pro plánovanou navazující magisterskou práci, která se bude věnovat právě studiu stability preferencí končetin u primátů.

Klíčová slova: preference končetin, stranové preference, preference, lateralita, primáti, stabilita

1. ÚVOD

1.1. Lateralita a preference končetin

Lateralizace mozku a chování se vztahuje ke skutečnosti, že hemisféry mozku rozdílně kontrolují a řídí chování, což je známé jako hemisférová či mozková asymetrie (Vallortigara and Rogers, 2005). Na úrovni chování se tento mechanismus projevuje v jednostranné preferenci párových motorických a senzorických orgánů. Preference určité končetiny patří mezi nejnápadnější lateralizované chování.

Lidská populace, napříč kulturami, vykazuje pravoruké preference, konkrétně 90- 92% lidí preferuje konzistentně pravou ruku (Porac and Cohen, 1981). Důvody drtivé převahy používání pravé končetiny nejsou doposud zcela známy, nejrozšířenější teorií se však stalo spojení vzniku řeči s trendem převažující pravoruké preference (Oldfield, 1971). Levá hemisféra mozku je centrem řeči a kontroluje pravou stranu těla (Broca, 1865), navíc u většiny lidí je levá hemisféra aktivnější a dominantnější než hemisféra pravá (Oldfield, 1971). Téměř 95% „pravoruké" populace vykazuje převahu v tvorbě a zpracování řeči v levé hemisféře (Santrock, 2008) a příslušná centra řeči jsou proporčně větší v levé hemisféře (Beaton, 1997). Někteří autoři preferují teorii, že preference končetin je přímo spojena s jazykovými schopnostmi, jako je artikulovaná řeč (Annett, 2002) nebo gestikulace (Corballis, 2002). Jiní navrhují, že preference může pocházet od schopnosti používat nástroje (Greenfield, 1991), provádět koordinované obouruční akce (Wundrum, 1986) nebo se vznikem bipedie (Sanford et al., 1984).

Z dosud provedených studií se zdá, že žádný druh primáta takto jednoznačnou preferenci na populační úrovni nevykazuje, i když jedince lze často klasifikovat jako „pravoruké" či „levoruké". Proč není tedy většina druhů primátů „pravoruká", jak je vidno u lidského rodu, když u nich dochází ke stejné lateralizaci mozku a chování a probíhají u nich stejné mechanismy? Nejpravděpodobnější odpovědí je teorie, podle které je u člověka „pravorukost" geneticky kódována a případná „levorukost" je již pouhou souhrou náhodných negenetických faktorů (Gilissen et al., 2013), zatímco z dosavadních výzkumů vyplývá, že role genů je u primátů mnohem méně výrazná a preference končetin jsou ovlivňovány dalšími vnitřními i vnějšími faktory (Annett, 2006). Proč ale u člověka dochází ke genetickému kódování

„pravorukosti" a u primátů nikoliv, zůstává nezodpovězenou otázkou. K těmto rozdílným mechanismům došlo pravděpodobně po rozdělení společné fylogenetické linie lidí a primátů (Corballis, 1992; Warren, 1980).

1.1.1. Výzkum laterality u ostatních druhů zvířat

V posledních 30 letech výzkum lateralizace mozku a chování pokročil natolik, že se muselo opustit od názoru, že specializace hemisfér mozku je jedinečným rysem člověka a je potvrzeno, že základní vzor lateralizace je podobný u všech druhů obratlovců (MacNeilage et al., 2009). Zvířecí modely tak otevírají nové perspektivy pro pochopení funkce a vývoje lateralizace mozku a chování a poskytují příležitost k experimentálním studiím příčin a důsledků lateralizace (Schaafsma and Riedstra, 2009). V rámci živočišné říše se zkoumá nejen samotná lateralizace mozkových hemisfér, ale i lateralizace párových orgánů (senzorické orgány, pohybové orgány, žlázy s vnitřní sekrecí).

Díky výzkumu lateralizace mozku u zvířat i lidí bylo zjištěno, že levá hemisféra je centrem rutinního chování, pracuje podle naučených mentálních šablon a vzorů (MacNeilage et al., 2009). Tento fakt se nazývá *top- down* zpracování neboli řízení instrukcemi (Toppino and Long, 2005). Pravá hemisféra, naopak používá *bottom- up* zpracování neboli řízení stimulem, které se specializuje na všímání si podrobností a reaguje na nové podněty a události. Podle MacNeilage a kolektivu (2009) má pravá hemisféra na starost reakce v mimořádných situacích. Tato zjištění by byla v souladu s *'Postural origin theory'* (viz podkapitola 1. 2. *Hlavní teorie preferencí horních končetin u primátů*) o vzniku preferencí končetin u primitivních primátů, která předpokládá, že primáti preferují levou končetinu pro rutinní jednoruční úkoly a pravou končetinu pro složité, koordinované a nepřirozené akce.

Mezi výzkumy, potvrzující *top- down* a *bottom- up* zpracování informací hemisférami, patří například pokus s kuřaty a siluetou dravce (Rogers, 2000). V tomto pokusu byla krmícím se kuřatům předložena atrapa dravce do pravého i levého zorného pole. Krmící se mláďata se zastavila v krmení po kratší dobu a vydávala více varovných volání, když uviděla siluetu dravce v levém zorném poli, než v pravém. Křížové pravidlo hemisfér

tak potvrzuje teorii o funkci pravé polokoule v reagování na mimořádné a nové situace. Podobný pokus byl proveden i u ropuch (Lippolis et al., 2002), kterým byla podstrčena atrapa predátora (hada) do obou zorných polí a opět více odpovědí, ve formě skoků pryč a varovných signálů, vykázala přítomnost atrapy na levé straně.

Vznik této specializace hemisfér byl vysvětlen tak, že v průběhu evoluce hemisféry museli jedinci zpracovávat různé informace současně, což poskytlo jedinci výhodu v době, kdy musel shánět obživu ve stejnou dobu, kdy se musel věnovat predátorům. Levá hemisféra se tedy specializovala na rutinní shánění potravy, zatímco pravá hemisféra reagovala na potenciální nebezpečí.

Lateralizace mozku a chování není tedy pouze charakteristikou lidí a primátů, ale i celé škály jiných druhů obratlovců (běluhy: Giljov and Karenina, 2012; tany: Maile and Blois- Heulin, 2013; vakomyši: Lippolis et al., 2005; psi: Quaranta et al., 2004; koně: Lucidi et al., 2013; osli: Zucca and Cerri, 2011; zebry: Pluháček and Olléová, 2012; kuřata: Rogers and Anson, 1979; holubi: Güntürkün and Kesh, 1987; ropuchy: Robins and Rogers, 2004; ryby: Cantalupo et al., 1995) i bezobratlých (čmeláci: Anfora et al., 2011; včely: Letzkus et al., 2007). Poměrně často studovaným typem chováním je výzkum preferencí bradavek při kojení, nejčastěji pozorovaná u primátů (šimpanzi: Nishida, 1993; paviáni: Damerose and Hopkins, 2002; makaci: Jaffe et al., 2006; languři: Zhao et al., 2008), ale i u jiných živočišných druhů (kočky: Hudson et al., 2009; zebry: Pluháček and Olleová, 2013; hraboši: McGuire et al., 2011; psi: Arteaga et al., 2013). U primátů sice preference bradavek nevykázaly prokazatelnou populační úroveň, ale široká škála výzkumů popisuje levostranné tendence (šimpanzi: Nishida, 1993; languři: Zhao et al., 2008; makaci: Tomaszycki et al., 1998). Ani v rámci jiného živočišného druhu nebyly nalezeny žádné preference bradavek při kojení. Za výjimku se může považovat studie (Pluháček a Olleová, 2013), pozorující 35 zeber při kojení, z nichž 10 vykazovalo preference na úrovni jedince (7 pro levou a 3 pro pravou bradavku).

Samotná preference končetin je v rámci živočišné říše zkoumána u velké škály druhů. Nejčastěji je studována u primátů, ale v poslední době roste zájem o studium preferencí končetin i u druhů fylogeneticky více

vzdáleným od člověka (kočky: Wells and Millsopp, 2009; psi: Quaranta et al., 2004; koně: McGreevy and Rogers, 2005). Oba pozorované druhy, psi a kočky, (Wells and Millsopp, 2009; Quaranta et al., 2004) vykázaly preference na úrovni populace, ale pro každé pohlaví v jiném směru. Samice vykázaly prokazatelné preference pro pravou přední kočetinu, zatímco samci pro levou končetinu a lze tak usoudit, že pohlaví jedinců může mít vliv na preference končetin v rámci těchto druhů. Výzkum koní (McGreevy and Rogers, 2005) prokázal preference na úrovni populace, když 43 koní významně preferovalo stání na levé noze a pouze 10 na pravé noze (z celkových 106 jedinců), přičemž síla preferencí vzrůstala s věkem jedinců.

V poslední době je rozsáhle studována skutečnost, že lateralizace hemisfér mozku a z ní vyplývající pravorukost či levorukost, by mohla mít souvislost s osobností a emočním stavem zvířat (Dall et al., 2004). Stávající výsledky vedly k hypotéze, že preference končetin by mohla být spojena s některými obecnými rozdíly v chování zvířat i lidí (Faurie and Raymond, 2005). Pravorucí jedinci se jeví jako více náchylní k interakcím s novými objekty (Hopkins and Bennett, 1994), jsou více nebojácní a aktivní, zatímco levorucí jedinci se jeví jako reaktivní osobnostní typy, vykazující vyšší hladiny stresového hormonu kortizolu při stresových situacích (Rogers, 2009).

1.1.2. Vysvětlení základních pojmů

Termín lateralita (*laterality)* označuje laterální asymetrii mozku, zahrnující morfologickou a funkční laterální asymetrii nervového systému a asymetrii v chování, která je jeho důsledkem (Fagot and Vauclair, 1991). Lateralita se týká párových hybných (horní a dolní končetiny) a senzorických orgánů (oči, uši) a znamená skutečné tendence používat nerovnoměrně levý či pravý orgán (McGrew and Marchant, 1997). S termínem lateralita souvisí mnoho dalších pojmů (*hand preference, handedness, hand specialization, task specialization*), u kterých může v literatuře docházet k záměnám, i když popisují různá chování. McGrew a Marchant (1997) formulovali definice 4 různých typů chování, sloužící k objasnění názvosloví a ke vhodnému používání termínů:

- *Hand preference* popisuje situaci, kdy jedinec vykazuje pravostranné nebo levostranné tendence při jednom úkolu, jednom měření či jedné závislé proměnné (MacNeilage et al., 1987). Tímto chováním se zaobírá nejvíce výzkumů, ale zřídka kdy je prováděno pouze na jednom jedinci.
- *Handedness* je termín označující situaci, kdy skupina jedinců vykazuje kolektivní tendence při značném množství úkolů (MacNeilage et al., 1987). Klíčovým faktorem je distribuce jedinců levorukých, pravorukých či bez preference, s očekáváním souladu napříč měřeními.
- *Hand specialization* charakterizuje situaci, kdy jedinec vykazuje tendence napříč velkou škálou úkolů. V ideálním případě je takové množství měření vyčerpávající (zahrnuje všechny úkoly, které je jedinec schopný udělat jeho rukama) a jedinečný (cokoliv jedinec dělá rukama, spadá pouze do jedné kategorie). V praxi by měl být rozsah úkolů reprezentativní pro rozsah funkce ruky, například od hrubé až po jemné motorické dovednosti.
- *Task specialization* je označením pro situaci, kdy množství jednotlivců vykazuje tendence při tvorbě jednoho úkolu. Jedná se o nejběžnější typ studia, obvykle zahrnující skupinu jedinců, zvedající malé, volně stojící položky potravy, přičemž výsledek nemůže být zobecněn na další úkoly.

Při výzkumu laterality je nejčastěji zmiňován český termín „preference", který ale v tomto případě není používán, jako doslovný překlad charakteristiky *hand preference* dle McGrew a Marchant (1997), ale slouží jako zjednodušující pojem pro popis častějšího používání určité končetiny.

1.2. Hlavní teorie preferencí horních končetin u primátů

Výzkum evoluce preferencí horních končetin u člověka byl vedený touhou pochopit funkční aspekty horních končetin a vztah mezi jejich anatomií a výrobou a používáním nástrojů. Lateralita používání horních končetin může být také důležitá pro pochopení vývoje jazykových schopností v rámci lidského rodu (Cashmore et al., 2008).

Lidoopi, naši nejbližší žijící příbuzní, poskytují zajímavý model

pro studium a testování hypotéz o vzniku populační preference u lidí. Morfologie a manuální dovednost horních končetin lidoopů odpovídá lidským končetinám (Byrne et al., 2001), taktéž vyrábějí a používají nástroje (Goodall, 1964), využívají bipední pohyb (Videan and McGrew, 2002) a vykazují předpoklady pro použití jazyka (Savage- Rumbaugh et al., 1986). Všechny tyto funkce podporují vývoj hemisférické specializace (Cashmore et al., 2008) a odkazují na hlavní teorie spojené s evolucí lateralizace u primátů včetně člověka. Byly zformulovány 4 základní teorie, týkající se preferencí horních končetin primátů:

'Postural origin theory' (MacNeilage et al., 1987) navrhuje, že lateralita vznikla jako přizpůsobení primitivních primátů na jednoruční krmení. Po rozsáhlém výzkumu primátů, byly nalezeny levoruké preference pro sahání a pravoruké preference pro manipulaci. Z těchto závěrů autoři usoudili, že preference se u původních primátů vyvinula ze strukturální a funkční adaptace na krmení. Konkrétněji, levá ruka byla specializovaná pro zrakově řízené úkoly, zatímco pravá se stala posturální podporou, tak tomu bylo u stromových primátů. Při přechodu primátů na zem a s rozvojem protistojného palce, se pravá ruka více specializovala na manipulaci a obouruční koordinované úkoly. Podle této hypotézy by měly pozemní druhy primátů vykazovat levoruké preference pro jednoduché jednoruční sahání a pravoruké preference pro manipulaci a obouruční koordinované akce.

'Bipedalism theory' naznačuje, že vznik preference jedné ruky u lidí je spjat se vznikem chůze (Sanford et al., 1984). Bipedie by mohla vést přímo k lateralizaci mozku a preferenci končetin. Posun od čtyřnohého postoje k méně stabilní bipední pozici mohl způsobit problém s vyvažováním postoje a tato skutečnost vyžadovala zvýšení mozkových schopností. Lateralizace byla navržena jako řešení pro zlepšení schopností mozku, pro udržení rovnováhy ve vzpřímeném postoji (Sanford et al., 1984; Falk, 1987). Dle této teorie by měli primáti, schopní bipední pozice, vykazovat stejné preference horních končetin, jako lidé. Vzpřímený postoj by tak měl posílit pravoruké preference primátů.

'Tool- use theory' navrhuje, že se preference vyvinula jako adaptace na bimanuální koordinované výrobu a používání nástrojů (Kimura, 1980; Frost, 1980). Související teorie navrhuje, že je mozková lateralizace spojena

s házením (Calvin, 1983). Kognitivní nároky na výrobu a používání nástrojů či na házení jsou vysoké a mohou vyvolat selektivní tlak na vznik mozkové lateralizace a preferenci končetin. Tato teorie tedy předpokládá, že primáti budou vykazovat silné pravoruké preference při používání nástrojů či házení.

'Task complexy theory' (Fagot a Vauclair, 1991) uvádí, že silné individuální preference a preference na úrovni populace by se měly objevit při složitých úkolech. Složitost úkolu může souviset s různými faktory, jako jsou: přesnost akce, počet stupňů, nutných pro vyřešení úkolu, nutnost použít obě ruce, sekvence akcí, podřízenost ruky, která je používána jako opora těla a komplexní kontrola vyvážení. Podle této teorie by měly složité úkoly u primátů vyvolat silnější stupeň preference. Problematika složitosti úkolů je více popsána v podkapitole 3.3.5. *Potenciální problémy při srovnání jednotlivých studií uvnitř i mezi druhy.*

V současné době se na základě dostupných výsledků jeví jako nejpopulárnější *'Postural origin theory'*. Předpoklady této teorie podporuje řada provedených studií (Milliken et al., 2005; Hopkins, 1993; Hopkins et al., 1993; Rigamonti and Previde, 1998; Leca et al., 2010). Milliken a kolektiv (2005) provedli výzkum, ve kterém bylo pozorováno 16 sifaků při konzumaci listů v korunách stromů a byly zaznamenávány končetiny, používané pro krmení a jako podpora. Ve výsledku ukázalo 5 jedinců silné „levoruké" preference pro krmení a 7 jedinců silné „pravoruké" preference pro podporu. Výsledky ukázaly, že stromové druhy opravdu používají pro zrakově řízené úkoly spíše levou končetinu, zatímco pravá končetina slouží jako podpora. U pozemních druhů primátů se původně pravá končetina s podpůrnou funkcí proměnila v končetinu, používanou pro manipulaci a složité obouruční úkoly. Toto tvrzení podporuje například porovnání dvou různých výzkumů, provedených na stejném druhu (gorila nížinná západní), přičemž se v jednom případě jedná o jednoduché jednoruční krmení (Parnell, 2001), a v případě druhém, o obouruční složitý úkol s trubkou (Hopkins and Phillips, 2011). V případě krmení, prokázalo 24 jedinců (z 33 celkových) „levoruké" preference, zatímco při úkolu s trubkou prokázalo 41 jedinců (ze 76 celkových) preference „pravoruké", což je v souladu s tvrzením, že jednoduché krmení je prováděno spíše levou končetinou, zatímco složitý úkol s trubkou spíše pravou.

Populární a často studovanou teorií se v poslední době stala i *'Task complexy theory'*, poukazující na důležitou roli složitosti úkolů. Znění teorie podporuje řada autorů (Spinozzi et al., 1998; Byrne and Byrne, 1991; Vauclair et al., 2005; Hopkins, 1995; Blois- Heulin et al., 2006), přičemž jako příklad může sloužit výzkum Vauclaira a kolektivu (2005), kteří pozorovali populaci paviánů anubi při jednoduchém sahání pro potravu a složitém úkolu s trubkou. Výsledkem se stala značná „pravoruká" preference na úrovni populace pro složitý úkol s trubkou a žádná preference pro jednoduché sahání. Podrobněji se vlivem složitosti úkolů na preference končetin zaobírám v podkapitole 1.2.2. *Pozorované činnosti.*

'Tool- use theory' není často zkoumanou teorií, nicméně existuje několik prací, které se používáním nástrojů zabývají, především rozbíjením tvrdé potravy pomocí kamenů či chytáním termitů větvičkami (Hopkins et al., 2009; McGrew and Marchant, 1992; Sugiyama et al., 1993; Lonsdorf and Hopkins, 2005; Westergaard and Suomi, 1993). Výsledky studií však povětšinou nejsou v souladu se zněním teorie a sledované populace při používání nástrojů vykazují levoruké (Hopkins et al., 2009; McGrew and Marchant, 1992; Lonsdorf and Hopkins, 2005) či žádné preference (Sugiyama et al., 1993).

S *'Bipedalism theory'* souvisí výzkumy, zabývající se především vlivem postoje jedince na jeho preference končetin (Westergaard and Kurn, 1997; De Vleeschouwer et al., 1995; Hopkins, 1993; Scheumann et al., 2011). Většina publikovaných výsledků ale předpoklad vzrůstající pravoruké preference se vzpřímeným postojem nepodporuje.

1.2.1. Výzkum preferencí horních končetin u primátů

Preference v používání horních i dolních končetin se zkoumá u velké škály druhů, ale studie na primátech patří mezi nejpočetnější. Hlavním důvodem je, že primáti, zvláště lidoopi, jsou nejbližšími příbuznými lidí, jak z fylogenetického, fyziologického, anatomického a psychologického hlediska. Anatomie a zručnost horních končetin primátů jsou téměř identické s končetinami lidí (Harris, 1993). Lidoopi jsou navíc známí schopností vyrábět a používat nástroje („rybaření" termitů: Lonsdorf and Hopkins, 2005; rozbíjení potravy kameny: Leca et al., 2010), úspěšně plnit složité

koordinované obouruční úkoly (úkol s trubkou: Zhao et al., 2012; Bishop´s task: Meunier et al., 2011) či používat manuální gestikulaci (Bouriade and Meunier, 2013).

Prvotní zkoumanou otázkou bylo, zda jedinci a populace u některých druhů primátů vykazují člověku podobné preference končetin. Z této prvotní otázky se časem formulovaly otázky další: Vykazují jedinci preference končetin u jednotlivých úkolů? Jsou preference, pozorované u různých úkolů, konzistentní? Jak jsou tendence distribuovány v rámci skupiny, v rámci druhu (Fagot and Vauclair, 1991)? Paralelně s tímto výzkumem se rozvíjel i výzkum lateralizace mozku a otázka, zda mají primáti asymetrické formy organizace mozku, analogické s těmi, nalezenými u lidí a zda má specializace hemisfér mozku lidí předchůdce právě u primátů.

1.2.2. Pozorované činnosti

Preference horních končetin se u primátů vyhodnocují na základě mnoha různých testů či pozorování běžných projevů. Úkoly se rozdělují dle náročnosti, na *high- level tasks* (úkoly vysoké úrovně) a *low- level tasks* (úkoly nízké úrovně). Zvolení vhodného testu může být ve studii klíčovým faktorem, jak lze vidět na pozorování paviánů (Vauclair et al., 2005), kteří se projevili jako prokazatelně pravorucí na úrovni populace pro koordinované bimanuální úkoly (*high- level task*), ale neprokázali žádné preference při plnění unimanuálních úkolů (*low- level task*).

Do kategorie zvané *low- level tasks* patří rutinní úkoly, které nevyžadují koordinované akce a jemnou motoriku, jedná se o jednoruční úkoly (Lilak and Phillips, 2008). Primáti při těchto úkolech nemusejí vynaložit žádné úsilí a dá se tedy předpokládat, že o zvolení vhodné končetiny pro splnění úkolu nepřemýšlejí, ale volí ji náhodně. Z tohoto důvodu se často při plnění těchto úkolů neprokáží žádné významné preference na úrovni jedince. Mezi klasické úkoly nízké úrovně patří jednoduché sahání nebo podávání si (*simple reaching*), při kterém pozorovaní jedinci sbírají potravu či předměty.

Do kategorie zvané *high- level tasks* patří úkoly obouruční, vyžadující koordinované akce a použití jemné motoriky (Lilak and Phillips, 2008). Jedinci při takových úkolech používají obě končetiny, ale musí si zvolit

specializovanou končetinu, která je schopná jemnější a náročnější práce, proto nejde o volbu náhodnou, a podle některých autorů to má za následek, že jedinci pak vykazují silnější preference na úrovni jedince.

Mezi úkoly vysoké úrovně patří například úkol s trubkou (*TUBE task*), při kterém jedinci v jedné ruce drží průhlednou trubku o délce 10- 15 cm a průměru 1,5- 2 cm, přičemž druhou rukou se snaží vyndat potravu, která je nalepená na stěnách uvnitř trubky (většinou arašídové máslo). Zaznamenává se končetina, kterou se snaží jedinec potravu vyndat z trubky (Zhao et al., 2012).

Používání nástrojů tvoří další kategorii, která patří mezi úkoly, vyžadující obouruční a koordinované pohyby. Existuje velká variabilita úkolů, při kterých se používají nástroje. Mezi nástrojové chování, která lze pozorovat i u volně žijících populací, patří používání větviček k extrakci termitů z termitiště (*„fishing" termites*) či používání kamenů k rozbití tvrdých potravin (*stone handling*).

Úkol s krabičkou (*BOX task*) vyžaduje ke správnému splnění úkolu opět koordinovanou a promyšlenou činnost. Jedinci je ukázána krabička se dřevěným víkem. Dovnitř krabičky je vložena potrava a víko je uzavřeno. Jedinec pak musí jednu „opornou" ruku využít k držení víka, zatímco druhá ruka sahá pro potravu. Za preferovanou ruku je v tomto případě považována ta, která se využívá k extrakci potravy (Blois- Heulin et al., 2006).

Většina studií preferencí končetin u primátů v zajetí i ve volné přírodě využívá jednoduché činnosti (*low- level task*), nejčastěji jednoduché sahání (Lehman, 1993; Papademetriou et al., 2005). Podle některých autorů, ale není používání jednoduchých jednoručních úkolů nejcitlivější metodou pro odhalení konzistentních preferencí končetin primátů a preferují používání koordinovaných obouručních úkolů (Byrne and Byrne, 1991; Vauclair et al., 2005). Studie řady druhů primátů poskytly důkazy o důležitosti role složitosti úkolů při tomto typu výzkumu (malpa hnědá: Westergaard and Suomi, 1996; Spinozzi et al., 1998; mangabej rudohlavý: Laurence et al., 2011; kočkodan Brazzův: Schweitzer et al., 2007; gorila nížinná: Byrne and Byrne, 1991; šimpanz učenlivý: Colell et al., 1995). Výsledky těchto studií podporují tvrzení, že experimentální obouruční úkoly vyvolávají větší sílu preferencí končetin, a proto stále více autorů přechází od sledování spontánních

jednoručních úkolů (*low- level tasks*, jednoduché sahání: King, 1995; Mittra et al., 1997; sociální čištění: Takeda, 1994; Diamond and McGrew, 1994; nošení předmětů: Panger, 1997; Diamond and McGrew, 1994) k výzkumu složitých koordinovaných obouručních úkolů (*high- level tasks*, úkol s trubkou: Zhao et al., 2012; Chapelain and Hogerworst, 2009; Meunier and Vauclair, 2007; úkol s krabicí: Lilak and Phillips, 2008; Schmitt and Fischer, 2008; rozbíjení potravy kameny: Leca et al., 2010).

1.2.3. Analýza získaných dat

Pro zjištění preferencí končetin jedinců či celé populace, musí být získaná data statisticky vyhodnocena. Většina výzkumů (Lhota et al., 2008; Harrison et al., 2008; Peters and Rogers 2008; Nelson et al., 2009) používá pro vyhodnocení preferencí na úrovni jedinců či populace dva základní typy popisů.

Prvním možností vyhodnocení stupně preference jedince je tzv. Handedness Index (HI). HI index se vypočítá podle vzorce: HI = (R-L)/ (R+L), kdy R reprezentuje počet pravorukých záznamů a L počet levorukých záznamů. HI může nabývat hodnot od -1 (zcela levoruký) až po +1 (zcela pravoruký). HI určuje nejen směr preference, ale jeho absolutní hodnota ukazuje i sílu preference jednotlivce. Vyjádření, jak směru, tak síly preference, vede k větší popularitě používání tohoto indexu pro vyhodnocení preferencí na úrovní jedince (Hopkins, 1999).

Druhým způsobem vyhodnocení stupně ruční preference jednotlivce, je binomický test, jehož výsledkem je *z- score,* které lze získat použitím vzorce: $z = [x-(np)]/ \sqrt{(n\ p\ q)}$, kdy x znázorňuje počet pravorukých odpovědí, n celkový počet odpovědí, p a q znamenají podíly pravorukých a levorukých odpovědí při nulové hypotéze, p= q =0,5. Při pětiprocentní hladině významnosti jsou jedinci, jejichž *z- score* < -1,95, klasifikováni jako levorucí, a jedinci, jejichž *z- score* > 1,95, jsou hodnoceni jako praváci. Pokud se *z- score* jedinců pohybuje mezi hodnotami -1,95 a 1,95, jsou jedinci označeni jako bez preference, neboli ambilaterální. Výsledná hodnota *z- score* nevypovídá o síle preference jedince, ale pouze o případné preferenci pravé nebo levé ruky (MacNeilage et al., 1987; Ward 1995).

Každá metoda je využívána pro řešení odlišných otázek. *Z- score* je nejčastěji používáno pro zjišťování přítomnosti tzv. populační úrovně preference končetin ve sledovaném souboru jedinců, a je použito pro definici populačních úrovní preferencí, například v přehledové studii McGrewa a Marchantové (1997). HI index je používán především při porovnáváních preferencí a jejich síly u jedinců, a může být použit v případě, kdy je velikost souboru dat pro každého jedince odlišná.

2. STABILITA PREFERENCÍ KONČETIN U PRIMÁTŮ

2.1. Faktory, ovlivňující preferenci končetin

Na směr, sílu i konzistenci preference končetin může mít vliv řada vnitřních i vnějších faktorů. Preferenci horních končetin u lidí ovlivňuje především dědičnost, hladina mužského pohlavního hormonu testosteronu během prenatálního vývoje a sociální vlivy do zhruba 4. roku života jedince, kdy dochází ke stabilizaci (Porac and Coren, 1981).

Na rozdíl od lidí nejsou vlivy konkrétních faktorů u ostatních primátů tak intenzivně zkoumány. Mezi studované faktory na úrovni jedince, ovlivňující výběr preferované končetiny patří věk (McGrew and Marchant, 1997), pohlaví (Meguerditchian and Donnot, 2012; Pan et al., 2011), dědičnost (Hopkins et al., 2009; Hopkins et al., 2013) a hladina pohlavních hormonů (zejména testosteronu, Pfannkuche and Bouma, 2013). Dalšími zkoumanými faktory jsou zejména působení vnějšího prostředí a to jak ostatních jedinců, tak jeho variabilita (Hopkins et al., 2009; Hopkins et al., 2013). Jak již bylo uvedeno výše, mezi významné faktory patří také pozice těla (Hashimoto and Yamazaki, 2013) či sledovaná činnost (Maille and Blois-Heulin, 2013; Pan et al., 2013; Lilak and Phillips, 2008; Pouydebat et al., 2011).

Nejdiskutovanějším faktorem, který by měl ovlivňovat směr, sílu i konzistenci preferencí končetin u primátů je druh sledované činnosti (Maille and Blois- Heulin, 2013), který je podrobně rozebrán v podkapitole 1.2.2. *Pozorované činnosti*. Naopak, pohlaví jedinců nebo hladina pohlavních hormonů (zejména testosteronu) jsou většinou autorů považovány za neovlivňující preference končetin primátů (Pan et al., 2013). Nejednoznačné výsledky poskytují studie ohledně vlivu věku jedince na preference končetin. Existují výzkumy, jejichž výsledky potvrzují vztah mezi věkem a preferencí končetin (Stafford et al., 1990), ale i studie, které tento vztah nenalezly (Fagot and Vauclair, 1988), tak i vyvracejí důležitost věku jedince na volbu ruční preference. Vliv příslušných vnitřních i vnějších faktorů je během výzkumů sledován jako další zdroj informací, který by mohl zkreslit výsledné stranové preference používání horních končetin u primátů (McGrew and Marchant, 1997).

2.2. Stabilita preferencí končetin během života jedince

Vliv věku na preference končetin u primátů je překvapivě málo zkoumaným faktorem. Studie jsou prováděny v zásadě dvěma možnými způsoby. První možností je opakované měření stejných jedinců a následné porovnávání výsledných preferencí končetin v různých obdobích života pro každého jedince (Hook and Rogers, 2000). Druhou možností je jednorázové pozorování skupiny, která zahrnuje jedince různých věkových kategorií a následné porovnávání preferencí pro jedince stejného věku (Ward et al., 1995). První možnost je využívána méně často, ale komplexně lépe shrnuje působení věku na preference končetin u určitého jedince (McGrew and Marchant, 1997). Publikované studie, využívající obě možnosti výzkumu vlivu věku u stejného druhu, se uskutečnily pouze u několika druhů a to vždy u jedinců, žijících v zajetí. Výzkumy jsou taxonomicky rovnoměrně rozmístěné v rámci skupin: novosvětských opic (nejčastěji kosmani: Matoba, 1991; malpy: Masataka, 1990; Westergaard, 1994), starosvětských opic (nejčastěji makaci: Lehman, 1970; Warren, 1977) a lidoopů (nejčastěji šimpanzi: Boesch, 1991; Bard et al., 1990). Nenašla jsem žádné studie poloopic, které by zkoumaly spojení preference končetin s věkem.

V rámci výzkumů stability preferencí končetin v průběhu času, se nejčastěji hovoří o rozdílech ve směru a síle a preferencí končetin mezi nedospělými a dospělými jedinci. Většina studií ontogeneze laterality propaguje teorii, že síla lateralizovaného chování stoupá s věkem (Stafford et al., 1990; Hopkins and Leavens, 1997), neboli že dospělí jedinci vykazují silnější stranové preference. Autoři se opírají o tvrzení, že mladí jedinci ještě nemají zvolenou preferovanou končetinu a tak je pro různé úkoly používají nahodile, zatímco starší a zkušení jedinci již preferovanou končetinu používají automaticky a tak ve výsledku vykazují silnější preference používané končetiny. Stafford a kolektiv (1990) provedl pozorování 19 ti členné skupiny gibonů, která zahrnovala všechny věkové kategorie (11 dospělých jedinců, 8 dospívajících). Čím starší jedinci byli, tím silnější „pravoruké" preference končetin u nich byly naměřeny. Stejné výsledky prokázali i šimpanzi učenliví v komunikaci pomocí gest (Hopkins and Leavens, 1997), kdy dospělí jedinci prokázali silnější „pravoruké" preference než jedinci nedospělí.

Jiné studie ale naznačují opačný trend a to, že dospívající jedinci vykazují jednostranné používání končetin, zatímco dospělí jedinci jsou více flexibilní (McGrew and Marchant, 1992; Boesch, 1991; Ward et al., 1995). Konkrétně byly takové výsledky zjištěny ve studii 194 jedinců několika druhů lemurů ve věku od 1 do 30 let, kde byla popsána silnější preference končetin u mladých jedinců (Ward et al., 1995). Podobně i u šimpanzů bylo pozorováno, že při rozbíjení ořechů pomocí nástrojů mladí jedinci vykazovali prokazatelné „pravoruké" preference, zatímco dospělí jedinci vykazovali bimodální distribuci (Boesch, 1991).

Existují i studie, které žádnou souvislost mezi preferencí končetin a věkem nezjistili (Takeda, 1994; Fagot and Vauclair, 1988; Brooker et al., 1981; Rogers and Piddington, 2013). To platí i pro nejrozsáhlejší dlouhodobou studii u primátů provedenou u kosmanů bělovousých (Rogers and Piddington, 2013), kde ani na 11 primátech, kteří byli opakovaně sledováni po celou délku života (průměrný věk dožití: 13 let) nebyl vliv věku na preferenci končetin prokázán. Výsledky výzkumu prokázaly, že ruční preference jedinců zůstaly konstantní po celou dobu jejich života, přičemž pouze menší zranění mohlo způsobit dočasné oslabení nebo obrácení preference končetin, přičemž se ale jedinci k původní preferenci vrátili po uzdravení. Podobné výsledky prokázala i studie makaků kápových (Brooker et al., 1981), která zahrnovala jedince všech věkových kategorií. Nebyla nalezena žádná souvislost mezi výslednými preferencemi končetin a věkem jedinců.

První možnost pozorování, tedy opakované měření preferencí končetin stejných jedinců a následné porovnání výsledných preferencí, vyžaduje dostatečný čas pozorování, který by umožnil dostatek dat pro statistické vyhodnocení působení vlivu věku na preference končetin. Druhá možnost, čili jednorázové pozorování skupiny, zahrnující jedince různých věkových kategorií, zas vyžaduje dostatečný počet jedinců. Otázka, zda se preference končetin jedinců během jejich života mění, nebo zůstávají konstantní po celý život, není dosud vyřešena.

2.3. Vliv dědičnosti a prostředí na stabilitu preferencí končetin

Studie, provedené v rodinách a u dvojčat lidí prokázaly, že na preference končetin lidí má velký vliv dědičnost (Carter- Saltzman, 1980; Klar, 1999). Celkově tyto studie prokazují, že 25% variability preferencí končctin připadají na sdílení určitých genetických faktorů a 75% variability je připisováno ke sdílení environmentálních faktorů (Annett, 2002; Yeo and Gangestad, 1993). Po intenzivním zkoumání vlivu dědičnosti a genů na preference končetin se podařilo zjistit, že za drtivé pravoruké preference končetin u lidí je nejspíše zodpovědný fakt, že „pravorukost" je u lidí geneticky kódována a případná „levorukost" je následkem náhodných negenetických faktorů (Hopkins et al., 2013), zatímco u primátů je genetický vliv mnohem méně výrazný a preference končetin jsou ovlivňovány dalšími vnitřními i vnějšími faktory (Annett, 2006).

Existuje však několik důkazů, že asymetrické chování primátů může být ovlivněno genetickými faktory (Hopkins et al., 2001), i když není potvrzeno, v jaké míře k němu dochází (Ghirlanda and Vallortigara, 2004). Vliv dědičnosti byl zkoumán nejčastěji u šimpanzů, chovaných v zajetí (Hopkins et al., 2011; Llorente et al., 2011; Annett, 2006) a výsledky naznačují, že i u šimpanzů má dědičnost vliv, ale výrazně méně, než jak je tomu u lidí (Annett, 2006).

Poměrně rozsáhlá studie vlivu dědičnosti a prostředí na preferenci končetin byla provedena u šimapanzů (Hopkins et al., 2013). Vybraní jedinci prováděli 3 různé úkoly: jednoduché sahání (345 jedinců), manuální gestikulaci (347 jedinců) a úkol s trubkou (542 jedinců). V každé skupině se vyskytovali, jak matkou, tak i člověkem odchovaní jedinci. Porovnáním výsledků preferencí končetin matek a mláďat došli autoři k závěru, že u všech třech typů chování se vyskytla mírná, ale významná dědičnost ve směru a síle preferencí končetin, přičemž se jedinci se svými matkami shodovali spíše v síle a méně ve směru preferencí končetin. Směrové tendence a síla preferencí končetin byly u šimpanzů shledány za dědičné, přičemž síla laterality se zdála být pod větší genetickou kontrolou, než směrové preference. Tyto závěry jsou v souladu s předchozími výsledky preferencí končetin u myší (Collins, 1975).

Na výsledné preference končetin u primátů mají až z 75% vliv environmentální faktory (Annett, 2002), mezi které patří zejména: velikost prostoru, rozmanitost prostředí a množství stimulů, ve kterém jsou jedinci chováni i vliv ostatních jedinců populace včetně přítomnosti člověka. Může dojít například k situaci, kdy se u jedinců, žijících v malém prostoru nevyvine obouruční manipulační schopnost či k situaci, ve které jedinci, žijící v těsném kontaktu s lidmi, vykazují silné pravoruké praference (McGrew and Marchant, 1997).

3. PŘEHLED VÝZKUMŮ PREFERENCÍ KONČETIN U PRIMÁTŮ

3.1. Přehled výzkumů do roku 1997

Při vytváření přehledu literatury, která se zabývá preferencemi horních končetin primátů, mi jako základ posloužilo review vytvořené autory McGrew a Marchant (1997), kteří přišli jako první s cílem existující studie sepsat a ohodnotit.

McGrew a Marchant (1997) vytvořili ucelený přehled výzkumů preferencí horních končetin primátů, z prací publikovaných mezi léty 1963-1997. Cílem jejich práce bylo porovnat výsledky předchozích studií pro dané druhy a zjistit preference horních končetin na úrovni jedinců a druhů. Pro zodpovězení této otázky prozkoumali práce, týkající se preference horních končetin primátů.Aby mohly být výzkumy zařazeny do přehledu, musely splnit či obsahovat následující kritéria:

1) Mít explicitní záruku (jakéhokoli druhu), která má za cíl zajistit nezávislost datových bodů.

2) Většina subjektů musí být dospělá.

3) Obsahovat dostatek ($N \geq 6$) datových bodů subjektu, aby mohl být kategorizován jako lateralizovaný, pomocí binomického testu ($p= 0,5$).

4) Obsahovat dostatečně specificky definované a ekologicky platící behaviorální kategorie (úkoly).

5) Poskytovat jasné údaje, aby mohl být subjekt klasifikován jako AL, SL, A, SR, nebo AR.

6) Mít přesně a správně uvedené taxonomické zařazení a druh subjektů.

7) Obsahovat dostatek subjektů ve sledované populaci ($N \geq 6$), umožňující binomické testování distribuce jedinců v populaci. Nebyla stanovena žádná kritéria ohledně pohlaví, příbuznosti, ubikace nebo počtu úkolů (McGrew and Marchant, 1997).

Do meta- analýzy tak vstoupilo 241 publikovaných datových setů a výsledkem se stal soubor studií pro 48 druhů primátů (McGrew and Marchant, 1997).

Pro jednotlivé studie pak autoři navrhli kategorizaci každého druhu a činnosti do 5 úrovní, od úrovně 1, značící ambilaterální jedince až po úroveň

5, znamenající preferenci končetin na úrovni populace tak, jak je to známé u lidí (kde se jedná o populační preferenci pravé horní končetiny).

Každý zkoumaný jedinec je klasifikován jako: *Always Left* (AL, používající levou ruku pokaždé), *Significantly Left* (SL, používající levou ruku výrazně častěji než pravou ruku), *Ambi- preferent* (A, poměr používání levé a pravé ruky činí zhruba 50:50 nebo je používání zcela náhodné), *Significantly Right* (SR, používající pravou ruku výrazně častěji než levou ruku), *Always Right* (AR, používající pravou ruku pokaždé). Poměr jedinců v těchto pěti skupinách (*AL, SL, A, SR, AR*), z celkového počtu měřených jedinců (*N*), pak určuje celkovou úroveň celé měřené skupiny (úroveň 1- 5), (McGrew and Marchant, 1997).

Úroveň 1 platí pro skupinu, kde je většina jedinců bez preference a menšina jedinců je lateralizována určitým směrem různými stupni. Příkladem může být 11 ti členná populace ksukola ocasatého (Feistner et al., 1994), kdy je 6 jedinců hodnoceno jako bez preference (A), 3 jedinci jako částečně „levorucí" (SL) a 2 částečně „pravorucí" (SR).

Úroveň 2 popisuje skupinu, kdy je většina subjektů značně nebo neúplně ($x \leq 100\%$) lateralizována, ale jejich kolektivní distribuce doleva vs. doprava není náhodná. V ideálním případě jsou všechny subjekty lateralizováni (směrové preference jednotlivců nejsou 100% v určitém směru). V takovéto skupině, je většina subjektů popsána jako *Significantly Left* (SL) či *Significantly Right* (SR), přičemž preferovaná strana není důležitá a v potaz se bere pouze síla preference.

Úroveň 3 je, když většina jedinců používá pouze jednu ruky k úkolům, ale jejich distribuce doleva vs. doprava zůstává náhodná, v nejlepším případě jsou všichni jedinci zcela lateralizováni. Většina pozorovaných subjektů musí být určena jako Always Left (AL) či Always Right (AR), přičemž je důležitá pouze síla preference, nikoliv strana.

Úroveň 4 se připisuje skupině, kde je většina subjektů výrazně, ale neúplně lateralizována a jejich distribuce je značně vychýlena doleva či doprava. Taková skupina je ideálně tvořena většinou s preferencí *Significantly Left* (označována jako 4a) či *Significantly Right* (označována jako 4b).
V případě Úrovně 4 je důležitým faktorem jak síla preference (SL, SR), tak i

směr (4a, 4b), nejde o součet stejně silných preferencí, jako v případě Úrovně 2.

Úroveň 5 je, když většina jedinců je kompletně lateralizována a jejich distribuce je značně vychýlena doleva či doprava. V ideálním případě, používají všichni jedinci vždy tu samou ruku, takže je jejich populační distribuce maximálně asymetrická. Jedinci jsou nejčastěji určeni jako *Always Left* (označení 5a) či *Always Right* (označení 5b) a důležitým faktorem je jak síla preference (AL, AR), tak i směr (5a, 5b). Jediným existujícím druhem této úrovně je *Homo sapiens,* v jehož případě je cca. 90% jedinců označovaných jako *Always Right* (AR), tedy lateralizovaných vpravo (McGrew and Marchant, 1997).

Tabulka II. znázorňuje hypotetickou populaci 20 jedinců, přičemž každý z nich byl měřen na preferenci končetin. Podle změřených hodnot byli zařazeni do kategorií. Výsledné poměry jedinců byly zidealizované a slouží jako názorná ukázka zařazování pozorovaných skupin do odpovídajících úrovní.

Preference na úrovni populace, tedy úroveň 5, byla zaznamenána pouze u dvou druhů lidoopů ve 2 studiích, u gorily nížinné západní (Fagot and Vauclair, 1988) a gorily horské (Byrne and Byrne, 1991), směrem doleva, ale pouze při 2 činnostech. Šimpanz učenlivý prokázal preference směrem doprava, ale pouze částečně (Boesch, 1991; Collel et al., 1995; Heestand, 1986; Hopkins, 1993; Llorente et al., 2011; Hopkins et al., 2011; Lacreuse et al., 1999). McGrew and Marchant (1997) dospěli k závěru, že používání horních končetin primátů není lateralizované na úrovni druhů, čímž se shodují s řadou dalších autorů (Mittra et al., 1997; Hopkins and Bard, 1993), kteří se stejně jako oni domnívají, že primáti nejsou nejlepším modelem pro evoluci lidské pravoruké preference (McGrew and Marchant, 1997).

Tab. I. : Pět úrovní ruční preference: Hypotetická distribuce 20 jedinců.

Level	AL	SL	A	SR	AR
1	x	x	20	x	X
2	x	10	x	10	X
3	10	x	x	x	10
4a	x	20	x	x	X
4b	x	x	x	20	X
5a	20	x	x	x	X
5b	x	x	x	x	20

3.2. Přehled výzkumů od roku 1997

Na základě předchozího původního review McGrew a Marchant (1997), jsem ve stejném principu pokračovala v doplňování novějších studií preferencí horních končetin primátů. Publikované studie jsem získala pomocí elektronické databáze Web of Knowledge, zadáním klíčových slov: taxonomické skupiny (Prosimians, New World monkeys, Old World monkey, Apes, *Pan troglodytes*) AND laterality OR handedness. Výsledné práce jsem omezila na období 1997- 2013. Následně byla zhodnocena jejich relevance a splnění stejných kritérií, která použili autoři původního článku (viz podkapitola 3.1. *Přehled výzkumů do roku 1997*).

Výsledkem se stalo 48 publikací od 25 druhů primátů, z nichž 13 se v původním review nevyskytovalo. Pro rychlejší orientaci jsem studie neřadila dle úrovní (1- 5), ale podle druhů. U jednotlivých studií jsem navíc doplnila, zda data pocházejí od jedinců ze zajetí nebo z volné přírody. Výsledkem je pět tabulek, obsahující jak původní výzkumy do roku 1997, tak pro doplnění a porovnání nové studie do roku 2013.

3.3. Shrnutí tabulek

Přehled studií nyní obsahuje 111 výzkumů preferencí horních končetin, přičemž studie zahrnovaly 298 pozorovaných činností. Výzkumů se zúčastnilo 31 druhů primátů, napříč všemi skupinami. McGrew a Marchant (1997) získali publikované práce pro 28 druhů primátů, kteří byli pozorováni při 188 činnostech a v období 1997- 2013 se počet navyšuje o 13 nových druhů, pozorovaných při 110 úkolech. Stále tedy narůstá počet nově zkoumaných druhů, což výrazně zlepšuje možnosti mezidruhového srovnání.

Nejpočetněji zkoumanou skupinou byly starosvětské opice, které byly rozděleny do samostatných podkapitol, na podskupiny kočkodanovití a lidoopi. Na rozdíl od původního přehledu (McGrew and Marchant, 1997) jsem šimpanze učenlivého nevymezila do samostatné podkapitoly, ale zařadila jsem ho mezi ostatní lidoopi. V rámci této skupiny bylo zkoumáno 21 druhů (z celkových 31 druhů), při 179 činnostech (z celkových 298 činností). Konkrétně u kočkodanovitých bylo provedeno 42 pozorování, šimpanz učenlivý se stal nejčastěji studovaným druhem ve výzkumu preferencí horních končetin, přičemž byl testován při 68 činnostech a u ostatních lidoopů je zahrnuto 69 pozorování. Důvodem častého zkoumání šimpanzů je jejich fylogenetická, fyziologická a mentální příbuznost k člověku a z tohoto důvodu se často stává modelovým organismem pro výzkum evoluce laterality horních končetin.

Skupina poloopic zahrnovala 11 druhů a 28 činností (nejčastěji zkoumaní byli lemurovití, ve 12 činnostech) a novosvětské opice 9 druhů a 91 činností, kdy více než třetina všech pozorování (31 z 91 celkových) se uskutečnila u malpy hnědé.

Ve většině převažují výzkumy, provedené u populací, žijících v zajetí (230 z celkových 298), pouze 6 pozorování bylo provedeno v polopřirozených podmínkách a zbývajících 62 u populací, žijící ve volné přírodě. Největší počet studií provedených v zajetí se odehrál u skupiny novosvětských opic (80 z 91 celkových). Do roku 1997 existovala u této skupiny pouze jedna studie z volné přírody (malpa kapucínská, 5 činností: Panger, 1997), taktéž tomu bylo i v případě období 1997- 2013 (chvostan bělolící, 6 činností: Smith and Thompson, 2011). U kočkodanovitých najdeme vyšší podíl pozorování populací v přirozených podmínkách, než u předchozích dvou taxonomických skupin. Z celkového počtu 42 pozorování se uskutečnilo 15 na divoce žijících populacích, 4 na polopřirozených populacích a 23 na skupinách v zajetí. U lidoopů v drtivé míře převažují činnosti pozorované u populací v zajetí (105 ze 137 celkových), pouze 32 pozorování bylo provedeno ve volné přírodě a většina byla provedena do roku 1993 (23 z 32 celkových), přičemž většina těchto pozorování byla uskutečněna u šimpanze učenlivého (Marchant, 1983; Sugiyama et al., 1993; Boesch, 1991; Hopkins et al., 1993) a gorily horské (Schaller, 1963; Byrne and Byrne 1991; Byrne and Byrne, 1993).

3.3.1. Preference horních končetin u poloopic

Nejpočetněji zastoupenou úrovní z hlediska preference končetin u poloopic byla úroveň 2, která charakterizuje skupinu jako ne zcela lateralizovanou. Všechna měření, která nakonec byla vyhodnocena touto úrovní, měla co dočinění s krmením a uchopováním potravy (McGrew and Marchant, 1997).

Pouze jedenkrát se objevila úroveň 3 a úroveň 4, u lemura šedého (Stafford et al., 1993) při braní jídla z misky. Stejná skupina byla stejným autorem pozorována při 5 různých aktivitách, ve 4 ostatních aktivitách prokázala skupina úroveň chování 2. Při braní jídla z misky bylo pozorováno 13 jedinců, z čehož všichni byli lateralizování nějakým směrem a žádný nebyl vyhodnocen jako ambi- preferentní. Ze 13 jedinců bylo 8 lateralizovaných směrem doleva a 5 směrem doprava. Úrovní 4 pak byla ohodnocena osmičlenná skupina komb ušatých (Sanford and Ward, 1986) při braní jídla z tyče. Jeden člen skupiny byl vyhodnocen jako bez preference a 7 členů skupiny bylo vyhodnoceno jako „levorucí". Tento druh byl také zkoumán, v počtu 10 jedinců, při podobné činnosti v práci Larson et al., 1989. Činností bylo braní jídla z hrnku a skupina byla vyhodnocena na úroveň 2. Z 10 členů bylo 7 „levorukých" a 3 „pravorucí".

Nebyla nalezena žádná skupina poloopic s prokazatelnou preferencí na úrovni populace, znamenající 5. úroveň. Podrobný přehled výzkumů viz *Přílohy, Tab. II.*

3.3.2. Preference horních končetin u novosvětských opic

Nejčastějším stupněm preference v rámci skupiny novosvětských opic byla, stejně jako u poloopic, úroveň 2, která charakterizuje skupinu jako ne zcela lateralizovanou. Úroveň 2 se vyskytovala u 36 případů pozorovaných činností a zahrnovala většinou manipulaci s jídlem a vytahováním potravy z nádob (*tube task, platform task, pipe task, basket task, ring task, slot task, container task*). U některých pozorovaných skupin došlo ke změně z úrovně 1 na úroveň 2 (malpa hnědá, Anderson et al., 1996; malpa hnědá, Parr et al., 1997; kotul veverovitý, Laska, 1996), když jedinci přešli z *low- level task* (krmení, zvedání potravy či objektu) na *high- level task* (úkol s trubkou, braní potravy z kruhu, hledání potravy ve vodě, používání nástrojů k extrakci

potravy), které vyžadují specializovanou a koordinovanou, často bimanuální, činnost.

Nebyla nalezena žádná skupina s preferencí na úrovni populace, znamenající 5. úroveň, která znamená situaci, kdy jsou všichni jedinci populace 100% lateralizováni určitým směrem (McGrew and Marchant, 1997). Podobně jako u podřádu poloopic, prokázala většina studií preferenci na úrovni 2, avšak se zde zvyšuje počet skupin s úrovní 4, což naznačuje nárůst síly preference a zvýšený počet lateralizovaných jedinců. Podrobný přehled výzkumů viz *Přílohy, Tab. III.*

3.3.3. Preference horních končetin u starosvětských opic

3.3.3.1. Kočkodanovití

Nejčastější úrovní u kočkodanovitých byla opět úroveň 2, vyskytující se u 19 činností a téměř u každého druhu, s výjimkou hulmana posvátného (Mittra et al., 1997) a makaka magota (Schmitt et al., 2008), u kterých byly všechny pozorované činnosti ohodnoceny úrovní 1. Opět se tato úroveň vyskytuje především u činností spojených s manipulací s potravou nebo s nošením předmětů, ale i u koordinovaných, bimanuálních akcí jako např. při úkolu s trubkou či Bishopovo QHP testu.

Podobně jako u poloopic a novosvětských opic, prokázala většina druhů preferenci na úrovni 2, ale v případě kočkodanovitých se vyskytovala velká část skupin s preferencí na úrovni 1 a opět nebyla nalezena žádná skupina s preferencí na úrovni populace, znamenající 5. úroveň. Podrobný přehled výzkumů viz *Přílohy, Tab. IV.*

3.3.3.2. Lidoopi

V 70 případech, z celkových 137, prokázaly pozorované skupiny úroveň 1, kdy jsou jedinci ve většině ambi- preferentní, tedy bez preference v jakémkoli směru. První úroveň preference končetin se vyskytla u všech uvedených 8 druhů lidoopů, s výjimkou druhů gibon černý a gibon lar a stala se nejčastěji popisovanou úrovní této skupiny. Všechny studované činnosti spadaly do *low- level task*, tedy mezi činnosti, nevyžadující koordinaci a preciznost, konkrétně se jednalo o manipulaci s potravou či jinými objekty,

krmení, zavěšování se, čištění své srsti, sociální čištění, bití do hrudi, dotýkání se svého těla.

Zajímavostí je, že se úroveň 2 objevila u všech 8 druhů lidoopů a u některých tvořil jedinou úroveň všech pozorovaných činností. Celkově se úroveň 2 vyskytovala u 36 činností (ze 137 celkových). Druh pouze hodnocený úrovní 2 je gibon černý při zvedání jídla. V drtivé většině činností byl ohodnocen touto úrovní i druh gorila horská (v 7 činnostech z 11 sledovaných).

Poprvé se ve studiích preference končetin u primátů objevila preference na úrovni populace, znamenající úroveň 5. Preference na úrovni populace se objevila u dvou populací goril, první byla populace gorily nížinné západní v zajetí (Fagot and Vauclair, 1988) a druhou byla populace gorily horské ve volné přírodě (Byrne and Byrne, 1991). V prvním případě se jednalo u skupinu 8 jedinců, kteří byli pozorováni při extrakci jídla z panelu. 5 jedinců bylo hodnocených jako vždy „levorucí" (AL), 2 jako částečně „levorucí" a 1 jedince jako částečně „pravoruký". V druhém případě zpracovávalo skupina 33 goril listy bodláku a 5 jedinců bylo hodnocených jako vždy „levorucí" (AL), 6 částečně „levorucí" (SL), 4 bez preference, 2 částečně „pravorucí" (SR) a zbytek, 16 jako vždy „pravorucí" (AR).

Nejčastěji zde tedy najdeme úroveň 1 (70 případů) a úroveň 2 (36 případů). Poprvé se u této skupiny primátů objevila preference na úrovni populace, avšak pouze u 2 činností z 29 celkových, díky čemuž nelze prohlásit, že rod *Gorilla* vykazuje preferenci na úrovni druhu. Podrobný přehled výzkumů viz *Přílohy, Tab. V. a VI.*

3.3.4. Shrnutí

Preference horních končetin je, co se týká jednotlivých druhů, nejvíce studována u skupiny velkých lidoopů (5 druhů z 6; Groves et al., 2005). Podstatně méně studováni jsou giboni, kde byly studovány pouze 2 druhy, z celkových 17 druhů (Groves et al., 2005). U početnějších skupin poloopic, novosvětských a kočkodanovitých je zkoumán pouhý zlomek druhů (poloopice: 11 z cca celkových 120 druhů; Whitten and Brockman, 2001; novosvětské: 9 z cca 140 celkových; Rylands and Mittermeier, 2009; kočkodanovití: 13 ze 140; Groves et al., 2005).

Z celkového počtu 298 získaných pozorování se pouze 62 odehrálo u volně žijících populací primátů, 6 u polopřirozeně žijících populací a 230 u skupin v zajetí. U skupiny kočkodanovitých činil počet pozorování volně či polopřirozeně žijících jedinců téměř polovinu všech pozorování (19 ze 42), u zbývajících skupin byl počet menší.

Ani jedna skupina primátů neprokázala preference končetin na úrovni populace. Jedinou výjimkou byly dva druhy rodu *Gorilla*, a to gorila nížinní západní (Fagot and Vauclair, 1988), a gorila horská (Byrne and Byrne, 1991), které prokázaly preferenci na úrovni 5, znamenající lateralizaci všech jedinců skupiny jedním směrem, kdy v těchto případech byly obě populace vyhodnoceny jako „levoruké".

Nejčastěji byla preference vyhodnocena na 1 a 2 úroveň. Úroveň 2 byla nejčastěji popsaná u skupin poloopic, opic novosvětských a opic starosvětských, úroveň 1 u skupiny lidoopů a samostatně hodnoceného šimpanze učenlivého.

Ani novější práce, které se mi podařilo nashromáždit, nepřinesly přesvědčivý důkaz o existenci preference na úrovni populace u žádného druhu, avšak většina druhů primátů prokazuje částečné preference na úrovni jednotlivce a z toho plynoucí populační úrovni 2, 3 nebo 4.

3.3.5. Potenciální problémy při srovnání jednotlivých studií

Porovnání jednotlivých prací a následně i druhů, může ztěžovat skutečnost, že studie nejsou prováděny stejnou metodikou, respektive se může lišit ubikace pozorovaných jedinců či typ sledované činnosti.

Problémem řady, zejména starších studií, je malý počet pozorovaných subjektů ($N \leq 6$), což bylo jedním z důvodů i pro nezařazení výzkumu do tohoto přehledu. Malý vzorek primátů neumožňuje vyprodukovat statisticky významné závěry. McGrew and Marchant (1997) uvádí, že u 78 publikovaných studií preferencí končetin u lidoopů byl nejčastější počet subjektů ve výzkumu 3,5 (medián), ale novější studie mají tendenci výrazně navyšovat počet jedinců. V rámci výzkumů od roku 1997 jsem musela vyřadit pouze 5 studií, které nesplňovaly požadovaný počet jedinců. Jako příklad zde může posloužit práce, zkoumající preference končetin u divoce žijící skupiny

ksukolů ocasatých (Lhota et al., 2008), kdy bylo pozorováno pouze 5 jedinců a díky tomu nemohla být zařazena do přehledu.

Přestože většina studií byla provedena v zajetí, existuje i řada pozorování z volné přírody. Bylo by tedy zajímavé porovnat výsledky u jednoho druhu na základě dat získaných v zajetí a ve volné přírodě. Výhodou pozorování v zajetí je malá náročnost a nákladnost, možnost soustředit se detailněji na metodiku, pozorovat vzácná a plachá zvířata či možnost sledovat více druhů v rámci jedné studie. Na druhou stranu, pozorování zvířat ve volné přírodě přináší výhodu v tom, že zvířata pozorujeme v přirozených a při jim vlastních aktivitách. Kombinace pozorování jedinců v zajetí a ve volné přírodě nám může pomoci osvětlit, jaký má na zvířata vliv člověk a podmínky chovu. Příkladem rozdílu mezi výslednými preferencemi jedinců stejného druhu, žijícími ve volné přírodě a v zajetí mohou být studie goril nížinných západních (Heestand, 1986). Obě skupiny byly pozorovány při identické činnosti, řadící se mezi *low- level tasks* (zvedání potravy či objektu: Heestand, 1986; sběr potravy a následné krmení: Parnell, 2001). Preference 29 ti členné skupiny, pozorované v zajetí, byla ohodnocena úrovní 1, znamenající převahu jedinců bez preference (konkrétně bylo vyhodnoceno 25 jedinců jako bez preference, 1 jako částečně „levoruký" a 3 částečně „pravorucí"), zatímco preference 33 členné skupiny ve volné přírodě byla vyhodnocena 4. úrovní, znamenající převahu lateralizovaných jedinců (konkrétně nebyl ani jeden jedinec popsán jako bez preference, 24 jako částečně „levorukých" a 9 jako částečně „pravorukých"). Po porovnání výsledných preferencí u studií, pozorujících stejný druh v zajetí a ve volné přírodě, je možné konstatovat, že většina výzkumů podporuje rozdílnost mezi výslednými preferencemi (orangutan bornejský: zvedání potavy či objektu v zajetí, Heestand, 1986; jednoruční krmení ve volné přírodě, Peters and Rogers, 2008; malpa kapucínská: zvedání potravy ve volné přírodě, Panger, 1997; sahání pro potravu v zajetí, Meunier and Vauclair, 2007).

Typ sledované činnosti je dalším faktorem, který může ovlivnit výsledné preference a tím pádem komplikuje porovnání výsledků studií používajících hodnotící odlišné činnosti. Jak již bylo uvedeno výše lateralita horních končetin, je spojena s asymetrií hemisfér mozku (Ward, 1995). Méně složité činnosti, označované jako *low- level tasks*, nevyžadují koordinovanou

a specializovanou zručnost, a dá se tedy očekávat, že nevyžadují ani specializaci hemisfér a tak při nich jedinci používají obě končetiny náhodně, stejně často. Složité činnosti, označované jako *high- level tasks*, vyžadující koordinovanou, specializovanou a často bimanuální zručnost, naopak specializaci hemisfér potřebují, a proto preferují určitou končetinu k vykonání experimentu a vkládají do něho více úsilí, proto lépe vystihují sílu preference daného jedince (Fagot and Vauclair, 1991). Používání různých činností a úkolů vede k rozdílným výsledkům preferencí v rámci jedné skupiny, populací i celého druhu a dochází tak ke zkreslení celkových výsledků. Jako ukázka vlivu různé složitosti pozorovaných činností na preferenci končetin, může sloužit výzkum šimpanzů učenlivých (Hopkins, 2013), porovnávající výsledky preferencí pro 4 různě náročné činnosti: jednoduché sahání, otevírání kokosového ořechu, úkol s trubkou a házení. V případě jednoduchého sahání byl největší podíl jedinců, hodnocených jako bez preference (cca 40%), při otevírání kokosového ořechu se objevil vyrovnaný počet jedinců, hodnocených jako „levorucí" a „pravorucí" (cca 27% „levorukých" a 28% „pravorukých"), při úkolu s trubkou bylo nejvíce jedinců hodnocených jako „pravorukých" (cca 27%, „levorukých" pouze 14%) a v poslední činnosti, házení, bylo cca 55% jedinců označených za „pravoruké". Za další příklady, které poukazují na rozdílné výsledky preferencí končetin mezi jednoduchými a složitými úkoly, mohou být považovány například gorily nížinné západní při plnění úkolu s trubkou (Hopkins etal., 2011) a sahání pro potravu (Harrison and Nystrom, 2010) či orangutani bornejští při jednoručním krmení (O´Malley and McGrew, 2006) a úkolem s trubkou (Hopkins et al., 2003) a množství dalších (langur čínský: úkol s trubkou, Zhao et al., 2012 a čištění srsti, Zhao et al., 2010; pavián anubi: Bishopův QHP úkol, Meunier et al., 2011 a gestikulace, Meguerditchian et al., 2009; kotul veverkovitý: úkol s trubkou, Meguerditchian et al., 2012 a zvedání potravy, Aruguete et al., 1992). Z uvedených studií je patrné, že je důležité brát použitou metodiku a složitost činnosti v potaz při porovnávání výsledků jednotlivých studií.

4. ZÁVĚR

Preference končetin jsou nejčastěji zkoumaným druhem lateralizovaného chování. Stranové preference se zkoumají u široké škály živočišných druhů, ale největší počet studií se věnuje primátům. Jedním z hlavních důvodů je motivace pro nalezení modelového organismu pro výzkum evoluce drtivé „pravoruké" preference na úrovni populace, která se vyskytuje u lidí.

Z výsledků publikovaných prací od roku 1963 vyplývá, že ani jedna skupina primátů neprokázala preference končetin na úrovni populace, avšak většina druhů primátů prokázala částečné preference na úrovni jednotlivce. Hlavní rozpory ve výsledných preferencích nastaly, při porovnávání výzkumů, pozorujících stejný druh v zajetí a ve volné přírodě a také při porovnání výzkumů sledujících jiný typ sledované činnosti. Existuje celá řada studií, dokazující rozporuplné výsledky preferencí končetin stejného druhu při plnění různě náročných úkolů. Z těchto důvodů doporučuji zvolit jednotnou metodu, pro měření preferencí končetin, kterou by byly obouruční koordinované a složité úkoly, patřící do kategorie *high- level tasks*, při kterých jedinci prokazují silnější preference končetin.

Zůstávají preference končetin u primátů stabilní, během celého života jedince, nebo se v čase mění? Mezi nejdiskutovanější faktory, ovlivňující preference končetin, patří věk jedince, dědičnost a prostředí, ve kterém jedinec žije. V rámci výzkumů stability preferencí končetin v průběhu času, se nejčastěji hovoří o rozdílech směru a síly preferencí končetin mezi mladými a dospělými jedinci. Existují studie, které podporují tvrzení, že silnější preference vykazují dospělí jedinci i studie, které naopak silnější preference přisuzují jedincům nedospělým či studie, které mezi věkem a preferencemi končetin nenašly žádnou souvislost. Role dědičnosti i prostředí je studována relativně méně často, nicméně v několika studiích prokázána byla.

5. POUŽITÁ LITERATURA

Anderson JR, Degiorgio C, Lamarque C, Fagot J. 1996. A multi-task assessment of hand lateralization in capuchin monkeys (*Cebus apella*). Primates *37:*97– 103.

Anfora G, Rigosi E, Frasnelli E, Ruga V, Trona F, Vallortigara G. 2011. Lateralization in the Invertebrate Brain: Left-Right Asymmetry of Olfaction in Bumble Bee, *Bombus terrestris.*Plos One. 4: 189- 203.

Annett M. 2002. Handedness and brain asymmetry: the right shift theory. Hove, UK: Psychology Press.

Annett M. 2006. The distribution of handedness in chimpanzees: Estimating right shift in Hopkins' sample. Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition. 2: 101-109.

Arteaga L, Rödel HG, Elizalde MT, Gonzalez D, Hudson R. 2013. The Pattern of Nipple Use Before Weaning Among Littermates of the Domestic Dog. Ethology. 1: 12- 19.

Aruguete MS, Ely EA, King JE. 1992. Laterality in spontaneous motor activity of chimpanzees and squirrel monkeys. American Journal of Primatology. *27:*177–188.

Bard KA, Hopkins WD, Fort CL. 1990. Lateral bias in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*). Journal of Comperative Psychology. *104:*309–321.

Beaton AA. 1997. The relation of planum temporale asymmetry and morphology of the corpus callosum to handedness, gender and dyslexia: a review of evidence. Brain Language. 60: 255-322.

Bennett AJ, Ward JP, Milliken GW, and Stafford DK. 1995. Analysis of lateralized components of feeding behavior in the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). Journal of Comperative Psychology. *109:*27–33.

Blois- Heulin C, Guitton JS, Nedellec- Bienvenue D. 2006. Hand preference in unimanual and bimanual tasks and postural effect on manual laterality in captive red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus torquatus*). American Journal of Primatology. 68: 429- 444.

Boesch C. 1991. Handedness in wild chimpanzees. International Journal of Primatology. *12:*541–558.

Bogart SL, Pruetz JD, Ormiston LK, Russell JL. 2012. Termite fishing laterality in the fongoli savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*): Further evidence of a left hand preference. American Journal of Anthropology. 149: 591- 598.

Bourjade M, Meunier H. 2013. Baboons' Hand Preference for a Communicative Gesture, but not for a Simple Manipulative Action, is not Influenced by Spatial Factors. Developmental Psychobiology. 55: 651–661.

Braccini S, Lambeth S, Schapiro S. 2010. Bipedal tool use strengthens chimpanzee hand preferences. Journal of Human Evolution. 58: 234-241.

Broca P. 1865. Sur la faculté du langage articule. Bulletin of Social Anthropology. 6: 493-494.

Brooker RJ, Lehman RAW, Heimbuch RC, Kidd KK. 1981. Hand usage in a colony of bonnett monkeys, *Macaca radiata*. Behavioural Genetic. *11:*49–56.

Byrne RW, Byrne JM. 1991. Hand preferences in the skilled gathering tasks of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*). Cortex. *27:*521–546.

Byrne RW, Byrne JME. 1993. Complex leafgathering skills of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*): Variability and standardization. American Journal of Primatology. *31:*241–261.

Byrne RW, Corp N, Byrne JME. 2001. Estimating the complexity of animal behaviour: how mountain gorillas eat thistles. Behaviour. 138: 525- 557.

Calvin WH. 1983. A stone's throw and its launch window: Timing precision and its implication for language and hominid brains. Journal of Theoretical Biology. 104: 121-135.

Cantalupo C, Bissaza A, Vallortigara G. 1995. Lateralization of predator-evasion response in a teleost fish (*Girardinus falcatus*). Neuropsychologia. 12: 1637- 1646.

Cantalupo C, Freeman H, Rodes W, Hopkins W. 2008. Handedness for tool use correlates with cerebellar asymmetries in chimpanzees (*Pan troglodytes*). Behavioral Neuroscience. 122: 191- 198.

Carter- Saltzman L. 1980. Biological and sociocultural effects on handedness: comparison between biological and adoptive families. Science. 209: 1263-1265.

Cashmore L, Uomini N, Chapelain A. 2008. The evolution of handedness in humans and great apes: A review and current issues. Journal of Anthropological Sciences. 86: 7–35.

Chapelain AS, Hogerworst E. 2009. Hand preferences for bimanual coordination in 29 bonobos (*Pan paniscus*). Behavioural Brain Research. 196: 15-29.

Chapelain AS, Hogervorst E, Mbonzo P. 2011. Hand Preferences for Bimanual Coordination in 77 Bonobos (*Pan paniscus*): Replication and Extension. International Journal of Primatology. 32: 491- 510.

Colell M, Segarra MD, Sabater PJ. 1995. Manual laterality in chimpanzees (Pan troglodytes) in complex tasks. Journal of Comperative Psychology. 109:298–307.

Collins RL. 1975. When left-handed mice live in righthanded worlds. Science. 187:181–184.

Corballis MC. 2002. From Hand to Mouth: the Origins of Language. Princeton. New Jersey: Princeton University Press.

Dall SR, Houston A, McNamara JM. 2004 The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. Ecology Letters. 7: 734–739.

Damerose E, Vauclair J. 2002. Posture and laterality in human and non-human primates: asymmetries in maternal handling and the infant's early motor asymmetries. Comparative vertebrate lateralization. pp. 306–362. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

de Sousa MBC, Xavier NS, da Silva HPA. 2001. Hand preference study in marmosets (*Callithrix jacchus*) using food reaching tests. Primates. 42: 57- 66.

De Vleeschouwer K, Van Elsacker L, Verheyen RF. 1995. Effect of posture on hand preference during experimental food reaching in bonobos (*Pan paniscus*). Journal of Comparative Psychology. 2: 203- 207.

Diamond AC, McGrew WC. 1994. True handedness in the cotton-top tamarin (Saguinus oedipus)? Primates. 35:69–77.

Dodson DL, Stafford D, Forsythe C, Seltzer CP, Ward JP. 1992. Laterality in quadrupedal and bipedal prosimians: Reach and whole-body turn in the mouse lemur (*Microcebus murinus*) and the galago (*Galago moholi*). American Journal of Primatology. 26:191–202.

Fagot J, Vauclair J. 1988. Handedness and bimanual coordination in the lowland gorilla. Brain Behaviour Evolution. 32:89–85.

Fagot J, Vauclair J. 1991. Manual laterality in nonhuman primates: A distinction between handedness and manual specialization. Psychological Bulletin. 109:76– 89.

Fagot J, Drea CM, Wallen K. 1991. Asymmetrical hand use in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in tactually and visually regulated tasks. Journal of Comperative Psychology. 105:260–268.

Falk D. 1987. Brain lateralization in primates and its evolution in hominids. Yearbook of Physiological Anthropology. 30:107–125.

Faurie C, Raymond M. 2005. Handedness, homicide and negative frequency-dependent selection. Proc. R. Soc. B. 272: 25–28.

FeistnerATC, Price EC, and Milliken GW. 1994. Preliminary observations on hand preference for tapping, digit-feeding and food-holding in captive aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*). Folia Primatologica. 62: 136–141.

Fletcher A, Weghorst J. 2005. Laterality of hand function in naturalistically housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition. 10: 219- 242.

Forrester GS, Leavens DA. 2011. Target animacy influences gorilla handedness. Animal Cognition.6: 903- 907.

Forrester GS, Quaresmini C. 2012. Target animacy influences chimpanzee handedness. Animal Cognitive. 4: 5-36.

Forsythe C, Ward JP. 1988. Black lemur (*Lemur macaco*) hand preference in food reaching. Primates. *29:*369–374.

Frost GT. 1980. Tool behavior and the origins of laterality. Journal of Human Evolution. 9: 447–459.

Garber PA, Gomes DF. 2008. Experimental field study of hand preference in wild black-horned (*Cebus nigritus*) and white-faced (*Cebus capucinus*) capuchins: evidence for individual and species differences. Animal Cognition. 3:401-411.

Ghirlanda S., Vallortigara G. 2004. The evolution of brain lateralization: a game-theoretical analysis of population structure. Biological Sciences. 271: 853- 857.

Gilissen EP, Hopkins WD. 2013. Asymmetries of the Parietal Operculum in Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Relation to Handedness for Tool Use. Cerebral Cortex. 2: 411-422.

Giljov A, Karenina K. 2012. Social laterality in wild beluga whale infants: comparisons between locations, escort conditions, and ages. The Evolutionary Bioloy. 6:16-19.

Goodall J. 1964. Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. Nature. 201: 1264-1266.

Greenfield PM. 1991. Language, tools, and brain: the ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behavior. Behavioral and Brain Sciences. 14: 531-550.

Groves CP, Wilson DE, Reeder DM. 2005. Mammal Species of the World (3rd edition). Baltimore: Johns Hopkins University Press. pp. 152–178.

Güntürkün O, Kesh S. 1987. Visual lateralization during feeding in the pigeons. Behavioral Neuroscience. 101: 433–435.

Hanbury DB, Edens KD, Bunch DA, Legg CE. 2010. Multiple measures of laterality in Garnett's bushbaby (*Otolemur garnettii*). American Journal of Primatology. 72: 206- 216.

Harris LJ. 1993. Do left-handers die sooner than right-handers? Commentary on Coren and Halpern's (1991) "Left-handedness: A marker for decreased survival fitness". Psychological Bulletin. 2: 203- 234.

Harrison RM, Nystroom P. 2008. Handedness in captive bonobos (*Pan paniscus*). Folia Primatologica. 5:253-268.

Harrison RM, Nystrom P. 2010. Handedness in captive gorillas (*Gorilla gorilla*). Primates. 51: 251- 261.

Hashimoto T, Yamazaki Y. 2013. Hand preference depends on posture in common marmosets. Behavioural Brain Research. 248 : 144-150.

Heestand JE. 1986. Behavioral Lateralization in Four Species of Apes? Ann Arbor: University Microfilms International.

Hook-Costigan MA, Rogers LJ. 1995. Hand, mouth and eye preferences in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). Folia Primatologica. *64:*180–191.

Hook-Costigan MA, Rogers LJ. 1997. Hand preferences in New World primates. Journal of Comperative Psychology.

Hook-Costigan MA, Rogers LJ. 1998. Eye preferences in common marmosets (*Callithrix jacchus*): Influence of age, stimulus and hand preference. Laterality. *3: 66- 69.*

Hook MA, Rogers LJ. 2000. Development of hand preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*) and effects of aging. Journal of Comperative Psychology. 3: 263- 271.

Hopkins WD, Washburn DA, Berke L, Williams M. 1992. Behavioral asymmetries of psychomotor performance in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): A dissociation between hand preference and skill. Journal of Comperative Psychology. 106:392–397.

Hopkins WD. 1993. Posture and reaching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*). Journal of Comperative Psycholy. 107:162–168.

Hopkins WD, Bard KA, Jones A, Bales SL. 1993. Chimpanzee hand preference in throwing and infant cradling: implications for the origin of human handedness. Current Anthropology. 5: 786- 790.

Hopkins WD, Bennett A. 1994. Handedness and approach-avoidance behaviour in chimpanzees. Journal of Experimental Psychology. 20: 413–418.

Hopkins WD, de Waal FBM. 1995. Behavioral laterality in captive bonobos (*Pan paniscus*): Replication and extension. International Journal of Primatology. 16:261–276.

Hopkins WD, Leavens DA. 1997. Anote on hand use and gestural communication in chimpanzees (*Pan troglodytes*). Journal of Comperative Psychology. 4: 467- 476.

Hopkins WD. 1999. On the other hand: Statistical issues in the assessment and interpretation of hand preference data in non-human primates. International Journal of Primatology. 20: 851–866.

Hopkins WD, Dahl JF, Pilcher D. 2001. Genetic Influence on the Expression of Hand Preferences in Chimpanzees (*Pan Troglodytes*): Evidence in Support of the Right-Shift Theory and Developmental Instability. Psychological Science. 4: 399- 403.

Hopkins WD, Stoinski TS, Lukas KE, Ross SR. 2003. Comparative assessment of handedness for a coordinated bimanual task in chimpanzees (*Pan troglodytes*), gorillas (*Gorilla gorilla*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*). Journal of Comperative Psychology. 3: 302- 308.

Hopkins WD, Russell JL, Remkus M, Freeman H. 2007. Handedness and Grooming in *Pan troglodytes*: Comparative Analysis Between Findings in Captive and Wild Individuals. International Journal of Primatology. 6: 1315- 1326.

Hopkins WD, Lyn H, Cantalupo C. 2009. Volumetric and lateralized differences in selected brain regions of chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*Pan paniscus*). American Journal of Primatology. 12: 988- 997.

Hopkins WD, Phillips KA. 2011. Hand preferences for coordinated bimanual actions in 777 great apes: Implications for the evolution of handedness in Hominins. Journal of Human Evolution. 60: 605-611.

Hopkins WD, Adams MJ. 2013. Genetic and environmental contributions to the expression of handedness in chimpanzees (*Pan troglodytes*). Genes, Brain and Behaviour. 12: 446- 452.

Hudson R, Raihani G, Gonzalez D, Bautista A, Distel H. 2009. Nipple preference and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality. Developmental Psychobiology. 4: 322- 332.

Jaffe BD, Evans TA, Howell S, Westergaard GC, Snoy PJ, Higley JD. 2006. Left versus right nipple preference in freeranging infant Rhesus macaques (*Macaca mulatta*). Development of Psychobiology. 48: 266–272.

Kawai M. 1967. Catching behavior observed in the Koshima troop-a case of newly acquired behavior. Primates 8:181–186.

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. Journal of Molecular Evolution. 2: 111- 120.

King JE, Landau VI. 1993. Manual preference in varieties of reaching in squirrel monkeys. Primate Laterality. 11: 107–124.

King JE. 1995. Laterality in hand preferences and reaching accuracy of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). Journal of Comperative Psychology. 109:34–41.

Klar AJS. 1999. Genetic models for handedness, brain lateralization, schizophrenia, and manic-depression. Schizophrenia Research. 39: 207- 218.

Lacreuse A, Parr LA, Smith HM, Hopkins WD. 1999. Hand Preferences for a Haptic Task in Chimpanzees (*Pan troglodytes*). International Journal of Primatology. 20: 867- 881.

Lambert M. 2012. Brief communication: Hand preference for bimanual and unimanual feeding in captive gorillas: Extension in a second colony of apes. American Journal of Physical Anthropology. 4: 641- 647.

Laska M. 1996. A study of correlates of hand preferences in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Primates 37:457–465.

Laska M. 1996. Manual laterality in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) solving visually and tactually guided food-reaching tasks. Cortex. 32:717–726.

Laska M, Tutsch M. 2000. Laterality of tail resting posture in three species of New World primates. Neuropsychologia. 7: 1040- 1046.

Larson CF, Dodson DL, Ward JP. 1989. Hand preferences and whole-body turning biases of lesser bushbabies (*Galago senegalensis*). Brain Behaviour Evolution. 33:261–267.

Laurence A, Walleza C, Blois- Heulin C. 2011. Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in captive *Cercocebus torquatus torquatus*?. Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition. 16: 586- 606.

Leca JB, Gunst N, Huffman MA. 2010. Principles and levels of laterality in unimanual and bimanual stone handling patterns by Japanese macaques. Journal of Human Evolution. 58: 155-165.

Lehman RAW. 1970. Hand preference and cerebral predominance in 24 rhesus monkeys. Journal of Neurological Science. 10:185–192.

Lehman RAW. 1993. Manual preference in prosimians, monkeys and apes. Primate Laterality. 14: 149–181.

Letzkus P, Boeddeker N, Wood JT, Zhang S, Srinivasan MV. 2008. Lateralization of visual learning in the honeybee. Biology Letters. 4: 16- 19.

Lhota S, Jůnek T, Bartoš L. 2008. Patterns and laterality of hand use in free-ranging aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*) and a comparison with captive studies. Springer. 8: 351-364.

Lilak AL, Phillips KA. 2008. Consistency of Hand Preference Across Low-level and High-level Tasks in Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). American Journal of Primatology. 70:254–260.

Lippolis G, Bisazza A, Rogers LJ, Vallortigara G. 2002. Lateralization of predator avoidance responses in three species of toads. Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition. 7: 163–183.

Lippolis G, Westman W, McAllan B, Rogers L. 2005. Lateralisation of escape responses in the stripe-faced dunnart, Sminthopsis macroura (*Dasyuridae: Marsupialia*). Laterality. 5: 457- 470.

Llorente M, Riba D, Palou L. 2011. Population-Level Right-Handedness for a Coordinated Bimanual Task in Naturalistic Housed Chimpanzees: Replication and Extension in 114 Animals From Zambia and Spain. American Journal of Primatology. 73:281–290.

Lonsdorf EV, Hopkins WD. 2005. Wild chimpanzees show population-level handedness for tool use. Current Issue. 35: 12634-12638.

Lucidi P, Bacco G, Sticco M, Mazzoleni G. 2013. Assessment of motor laterality in foals and young horses (*Equus caballus*) through an analysis of *derailment* at trot. Physiology and Behaviour. 109: 8-13.

MacNeilage, PF, Studdert-Kennedy MG, Lindblom B. 1987. Primate handedness reconsidered. Behavioral Brain. Science. 10: 247–303.

MacNeilage P, Rogers LJ, Vallortigara G. 2009. Origins of the left and right brain. Sciencentific American. 301: 60–67.

Maille A, Belbeoc´h C, Rossard A. 2013. Which are the features of the TUBE task that make it so efficient in detecting manual asymmetries? An investigation in two Cercopithecine species (*Cercopithecus neglectus* and *Cercocebus torquatus*). Journal of Comperative Psychology. 4: 436- 444.

Maille A, Blois- Heulin C. 2013. Does a Nonprimate Mammal, the Northern Tree Shrew (*Tupaia belangeri*), Exhibit Paw Preference in Two Forms of a Grasping Task?. Journal of Comperative Psychology. 1: 14-23.

Marchant LF. 1983. Hand Preference Among Captive Island Groups of Chimpanzees (*Pan troglodytes*). Ann Arbor: University Microfilms International.

Marchant LF, McGrew WC. 1996. Laterality of limb function in wild chimpanzees of Gombe National Park: Comprehensive study of spontaneous activities. Journal of Human Evolution. *30:*427–443.

Masataka N. 1990. Handedness of capuchin monkeys. Folia Primatologica. *55:*189–192.

Mason AM, Wolfe LD, Johnson JC. 1995. Hand preference in the sifaka (*Propithecus verreauxi coquereli*) during feeding in captivity. Primates. *36:*275–280.

Matoba M, Masataka N, Tanioka Y. 1991. Crossgenerational continuity of hand-use preference in marmosets. Behaviour. 117:281–286.

McGreevy PD, Rogers LJ. 2005. Motor and sensory laterality in thoroughbred horses. Applied Animal Behaviour Science. 4: 337- 352.

McGrew WC, Marchant LF. 1992. Chimpanzees,tools, and termites: Hand preference or handedness? Current Anthropology. 33:114–119.

McGrew W, Marchant L. 1997. On the other hand: Current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in nonhuman primates. Yearbook of Physical anthropology. 40:201-232.

McGuire B, Vermeylen F, Bemis WE. 2011. Suckling behaviour in three species of voles. Behaviour. 5: 551- 573.

Meguerditchian A. 2009. Contrast of hand preferences between communicative gestures and non-communicative actions in baboons: Implications for the origins of hemispheric specialization for language. Brain and Language. 3: 167- 174.

Meguerditchian A, Donnot J. 2012. Sex difference in squirrel monkeys' handedness for unimanual and bimanual coordinated tasks. Animal Behaviour. 83: 635- 643.

Meunier H, Vauclair J. 2007. Hand Preferences on Unimanual and Bimanual Tasks in White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*). American Journal of Primatology. 69: 1064–1069.

Meunier H, Blois- Heulin C, Vauclair J. 2011. A new tool for measuring hand preference in non-human primates: Adaptation of Bishop's Quantifying Hand Preference task for Olive baboons. Behavioural Brain Research. 218: 1-7.

Milliken GW, Forsythe C, and Ward JP. 1989. Multiple measures of hand-use lateralization in the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). Journal of Comperative Psychology. *103:*262–268.

Milliken GW, Stafford DK, Dodson DL, Pinger CD, Ward JP. 1991. Analyses of feeding lateralization in the small-eared bush baby (*Otolemur garnettii*): a comparison with the ring-tailed lemur (*Lemur* catta). Journal of Comperative Psychology. 105:274–285.

Milliken GW, Ferra G, Kraiter GS, Ross CL. 2005. Reach and posture hand preferences during arboreal feeding in sifakas (*Propithecus* sp.): A test of the postural origins theory of behavioral lateralization. Journal of Comperative Psychology. 4: 430- 439.

Mittra ES, Fuentes A, McGrew WC. 1997. Lack of hand preference in wild Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). American Journal of Physiology and Anthropoly. 103:455–461.

Nelson EL, O´Karma JM, Ruperti FS. 2009. Laterality in Semi-Free-Ranging Black and White Ruffed Lemurs (*Varecia variegata variegata*): Head-Tilt Correlates With Hand Use During Feeding. American Journal of Primatology . 71:1032–1040.

Nishida T. 1973. The ant-gathering behaviour by the use of tools among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. Journal of Human Evolution. 2:357–370.

O'Malley RC, McGrew WC. 2006. Hand preferences in captive orangutans (*Pongo pygmaeus*). Primates. 3: 279- 283.

Oldfield RC. 1971. The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. Neuropsychologia. 9: 97–113.

Olson DA, Ellis JE, Nadler RD. 1990. Hand preference in captive gorillas, orangutans, and gibbons. American Journal of Primatology. 20:83–94.

Pan J, Xiao W, Zhao Q. 2011. Hand preference by black-andwhite snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in captivity: Influence of tasks and sexes. Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition.16: 656-672.

Panger MA. 1997. Hand preference in free-ranging white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) in Costa Rica. International Journal of Primatology. 19: 133- 163.

Papademetriou E, Sheu CF, Michel GF. 2005. A meta-analysis of primate hand preferences, particularly for reaching. Journal of Comperative.Psychology. 119: 33-48.

Parnell RJ. 2001. Hand preference for food processing in wild western lowland gorillas (*Gorilla g. gorilla*). Journal of Comperative.Psychology. 115: 365-375.

Parr LA, Hopkins WD, de Waal FBM. 1997. Haptic discrimination in capuchin monkeys (*Cebus apella*): Evidence of manual specialization. Neuropsychology. 35:143–152.

Peters HH, Rogers LJ. 2008. Limb Use and Preferences in Wild Orangutans During Feeding and Locomotor Behavior. American Journal of Primatology. 70:261–270.

Pfannkuche KA, Bouma A. 2009. Does testosterone affect lateralization of brain and behaviour? A meta-analysis in humans and other animal species. The Royal Society. 364: 929-942.

Phillips KA, Thompson CR. 2013. Hand Preference for Tool-Use in Capuchin Monkeys (*Cebus apella*) Is Associated With Asymmetry of the Primary Motor Cortex. American Journal of Primatology. 75:435–440.

Pluháček J, Olléová M. 2012. Laterality of suckling behaviour in three zebra species. Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition. 1: 1-16.

Porac C, Coren S. 1981. Lateral Preferences and Human Behavior. Springer, New York.

Pouydebat E, Reghem E, Gorce P. 2011. Influence of the Task on Hand Preference: Individual Differences among Gorillas. Primatology. 81:273–281.

Quaranta A, Siniscalchi M, Frate A, Vallortigara G. 2004. Paw preference in dogs: relations between lateralised behaviour and immunity. Behavioural Brain Research. 2: 521- 525.

Rigamonti MM, Prato Previde E, Poli MD, Marchant LM, McGrew WC. 1997. Methodology of motor skill and laterality: New test of hand preference in *Macaca nemestrina*. American Journal of Primatology. 65: 27- 38.

Rigamonti MM, Previde EP. 1998. Methodology of motor skill and laterality: New test of hand preference in Macaca nemestrina.Cortex. 5:693-705.

Rigamonti MM, Spiezio C, Poli MD, Fazio F. 2005. Laterality of manual function in foraging and positional behavior in wild indri (*Indri indri*). American Journal of Primatology. 65: 27- 38.

Robins A, Rogers LJ. 2004. Lateralized prey-catching responses in the cane toad, *Bufo marinus*: analysis of complex visual stimuli. Animal Behaviour. 4: 767- 775.
Rogers LJ, Anson JM. 1979. Lateralisation of function in the chicken fore-brain. Pharmacology Biochemistry and Behaviour. 5: 679- 686.

Rogers, LJ. 2000. Evolution of hemispheric specialisation: advantages and disadvantages. Brain Lang. 73: 236–253.

Rogers LJ. 2009. Hand and paw preferences in relation to the lateralizedbrain. Phil. Trans Roy. Soc. Lond. B. 364: 943–954.

Rogers LJ, Piddington T. 2013. Strength of hand preference and dual task performance by common marmosets. Animal Cognition. 16: 127- 135.

Roney LS, King JE. 1993. Postural effects on manual reaching laterality in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) and cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). Journal of Comperative Psychology. 107:380–385.

Rylands AB, Mittermeier RA. 2009. The Diversity of the New World Primates (Platyrrhini). South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation. Springer.

Sanford C, Guin K, Ward JP. 1984. Posture and Laterality in the Bushbaby (*Galago senegalensis*). Brain Behaviour Evolution. 25: 217-224.

Sanford CG, Ward JP. 1986. Mirror image discrimination and hand preference in the bushbaby (*Galago senegalensis*). Psychol. Rec. *36:*439–449.

Santrock JW. 2008. Motor, sensory, and perceptual development. A Topical Approach to Life-span Development. 14: 172-205.

Savage- Rumbaugh S, McDonald K, Sevcik RA, Hopkins WD. 1986. Spontaneous symbol acquisition and communicative use by pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*). Journal of Experimental Psychology. 3: 211-235.

Schaafsma SM, Riedstra BJ. 2009. Epigenesis of behavioural lateralization in humans and other animals.The Royal Society. 364: 915-927.

Schaller GB. 1963. The Mountain Gorilla. Ecology and Behavior. Chicago: University of Chicago Press.

Scheumann M, Zimmermann E. 2008. Sex-specific asymmetries in communication sound perception are not related to hand preference in an early primate. BMC Biology. 6:3-5.

Scheumann M, Zimmermann E, Joly- Radko M. 2011. Does body posture influence hand preference in an ancestral primate model?. Evolutionary Biology. 11: 52- 53.

Schmitt V, Fischer J. 2008. Hand preferences in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). Laterality. 2: 143-157.

Schweitzer C, Bec P, Blois- Heulin C. 2007. Does the Complexity of the Task Influence Manual Laterality in De Brazza's Monkeys (*Cercopithecus neglectus*)?. Ethology. 10: 983- 994.

Shafer DD. 1997. Hand preference behaviors shared by two groups of captive bonobos. Primates 38:305–313.

Smith HM, Thompson CL. 2011. Observations of hand preference in wild groups of white-faced sakis (*Pithecia pithecia*) in Suriname. American Journal of Primatology. 7: 655- 664.

Spinozii G, Castorina MG, Truppa V. 1998. Hand preferences in unimanual and coordinated-bimanual tasks by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). Journal of Comperative Psychology. 2: 183- 191.

Stafford DK, Milliken GW, Ward JP. 1990. Lateral bias in feeding and brachiation in *Hylobates*. Primates. 31:407–414.

Stafford DK, Milliken GW, Ward JP. 1993. Patterns of hand and mouth lateral biases in bamboo leaf shoot feeding and simple food reaching in the gentle lemur (*Hapalemur griseus*). American Journal of Primatology. 29:195–207.

Steiner SM. 1990. Handedness in chimpanzees. Friends Washoe. 9:9–17.

Sugiyama Y, Fushimi T, Sakura O, Matsuzawa T. 1993. Hand preference and tool use in wild chimpanzees. Primates. 34:151–159.

Tabiowo E, Forrester GS. 2013. Structured bimanual actions and hand transfers reveal population-level right-handedness in captive gorillas. Animal Behaviour. 5: 1049- 1057.

Takeda S. 1994. Hand specialization in social grooming behavior in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). Current Primatology. 3: 31–35.

Tokuda K. 1969. On the handedness of Japanese monkeys. Primates. 10:44–46.

Tomaszycki M, Cline C, Griffin B, Hopkins WD. 1998. Maternal cradling and infant nipple preferences in rhesus monkeys*(Macaca mulatta)*. Developmental Psychobiology. 4: 305- 312.

Tonooka R, Matsuzawa T. 1995. Hand preferences of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) in simple reaching for food. International Journal of Primatology. 16:17–35.

Toppino TC, Long GM. 2005. Top-down and bottom-up processes in the perception of reversible figures: towards a hybrid model. Dynamic Cognitive Processes. 11: 37–58.

Vauclair J, Fagot J. 1987. Spontaneous hand usage and handedness in a troop of baboons. Cortex 23:265–274.

Vauclair J, Fagot J. 1987. Visually guided reaching in adult baboons. Behav. Brain Science. 10:287.

Vauclair J, Meguerditchian A, Hopkins WD. 2005. Hand preferences for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*). Cognitive Brain Research. 25: 210- 216.

Videan EN, McGrew WC. 2002. Bipedality in chimpanzee (*Pan troglodytes*) and bonobo (*Pan paniscus*): testing hypotheses on the evolution of bipedalism. American Journal of Physiology and Anthropology. 118:184–190.

Ward JP. 1995. Laterality in African and Malagasy prosimians. Creatures of the Dark. 15: 293–309.

Warren JM. 1977. Handedness and cerebral dominanace in monkeys. Lateralization in the Nervous System. 20: 151–172.

Warren JM. 1980. Handedness and laterality in humans and other animals. Physiology and Psychology. 8: 351–359.

Watanabe K, Kawai M. 1993. Lateralized hand use in the precultural behavior of the Koshima monkeys (*Macaca fuscata*). Primate Laterality. 17: 183–192.

Watanabe K. 2010. Handedness found in a wild group of moor monkeys *Macaca maurus* in the Karaenta Nature Reserve, South Sulawesi, Indonesia. Current Zoology. 2: 209-213.

Wells DL, Millsopp S. 2009. Lateralized behaviour in the domestic cat, *Felis silvestris catus.* Animal Behaviour. 2: 537- 541.

Westergaard GC, Suomi SJ. 1993. Hand preference in capuchin monkeys varies with age. Primates. 34:295–299.

Westergaard GC, Suomi SJ. 1993. Hand preference in the use of nut-cracking tools by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). Folia Primatologica. *61:*38–42.

Westergaard GC, Suomi SJ. 1994. The use of probing tools by tufted capuchins (*Cebus apella*): Evidence for increased right-hand preference with age. International Journal of Primatology. 15:521–529.

Westergaard GC, Suomi SJ. 1996. Lateral bias for rotational behavior in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). Journal of Comperative Psychology. 110:199–202.

Westergaard GC, Suomi SJ. 1996. Hand preference for a bimanual task in tufted capuchins (*Cebus apella*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). J.ournal of Comperative Psychology. 110:406–411.

Westergaard GC, Suomi SJ. 1996. Hand preference for stone artifact production and tool-use by monkeys: Possible implications for the evolution of right-handedness in hominids. Journal of Human Evolution. 30:291– 298.

Westergaard GC, Suomi SJ. 1997. Lateral bias in capuchin monkeys (*Cebus apella*): Concordance between parents and offspring. Developmental Psychobiology. 31: 143- 147.

Westergaard GC, Kuhn HE, Suomi SJ. 1997. Bipedal posture and hand preference in humans and other primates. Journal of Comperative Psychology. 112: 55- 64.

Westergaard GC, Kuhn HE, and Suomi SJ. 1997. Laterality of hand function in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): Comparison between tool-use and spontaneous non-tool actions. Ethology. 2: 119- 125.

Westergaard GC, Kuhn HE, Lundquist AC, Suomi SJ. 1997. Posture and reaching in tufted capuchins (*Cebus apella*). Laterality. 2:65–74.

Whitten PL, Brockman DK. 2001. "Chapter 14: Strepsirrhine reproductive ecology". Reproductive Ecology and Human Evolution. 13: 321–350.

Wundrum IJ. 1986. Cortical motor asymmetries and Hominid feeding strategies. Human Evolution. 1: 183-188.

Yeo RA, Gangestad SW. 1993 Developmental origins of variation in human hand preference. Genetica. 2: 283- 298.

Zhao DP, Ji WH, Watanabe K, Li BG. 2008. Hand preference during unimanual and bimanual reaching actions inSichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). American Journal of Primatology. 5: 500- 504.

Zhao DP, Gao X, Li B, Watanabe K. 2008. First wild evidence of neonate nipple preference and maternal cradling laterality in Old World monkeys: A preliminary study from*Rhinopithecus roxellana.* Behavioural Processes. 3: 364- 368.

Zhao D, Gao X, Li B. 2010. Hand preference for spontaneously unimanual and bimanual coordinated tasks in wild Sichuan snub-nosed monkeys: Implication for hemispheric specialization. Behavioural Brain Research. 208:85–89.

Zhao DP, Hopkins WD, Li B. 2012. Handedness in nature: First evidence on manual laterality on bimanual coordinated tube task in wild primates. American Journal of Physical Anthropology. 1: 36-44.

Zucca P, Cerri F, Carluccio A, Baciadonna L. 2011. Space availability influence laterality in donkeys (*Equus asinus*). Behavioural Processes. 1: 63-66.

6. PŘÍLOHY

Tab. II.: Přehled preferencí končetin u poloopic, pozorované druhy, vyhodnocení úrovní, druh úkolu, distribuce jedinců, typ ubikace a zdroj.

Level	Species (lat.)	Species (czech)	Task	N	Distribution of individuals					Settings	Source
					AL	SL	A	SR	AR		
1	*Daubentonia madagascariensis*	Ksukol ocasatý	Tap object (forage)	11	0	3	6	2	0	captive	Feistner et al., 1994
1			Feed with long finger	11	0	2	6	3	0	captive	
2			Hold object	11	0	3	5	3	0	captive	
1	*Hapalemur griseus*	Lemur šedý	Graspand pull stalk	11	0	3	8	0	0	captive	Stafford et al., 1993
2			Pull stalk (food proc.)	11	0	3	4	4	0	captive	
2			Rotate stalk (food proc.)	11	0	7	2	2	0	captive	
2			Feed in (ingest) stalk	11	0	7	2	2	0	captive	
3			Také food from dish	13	6	2	0	2	3	captive	
2	*Propithecus verreauxi*	Sifaka malý	Také food from mouth	15	0	6	5	4	0	captive	Mason et al., 1995
2	*Otolemur garnetti*	Komba Garnettova	Hold food	23	0	6	9	8	0	captive	Milliken et al., 1991
2			Manipulate food	23	0	7	9	7	0	captive	
2			Také food from cup	23	1	6	3	13	0	captive	
2			Simple reaching	17	0	10	0	7	0	captive	Hanbury et al., 2010
2			Prey capture	12	0	6	1	5	0	captive	
2	*Lemur macaco*	Lemur tmavý	Také food from pan	33	1	19	1	12	0	captive	Forsythe and Ward, 1988
2	*Microcebus mosaus*	Maki trpasličí	Také food from cup	8	0	3	1	4	0	captive	Dodson et al., 1992
2			Food grasping task	38	0	12	8	18	0	captive	Scheumann et al., 2008
2	*Galago moholi*	Komba jižní	Také food from tube	16	1	4	0	11	0	captive	Dodson et al., 1992
2	*Galago senegalensis*	Komba ušatá	Také food from cup	10	0	7	0	3	0	captive	Larson et al., 1989
4			Také food from rod	8	0	7	1	0	0	captive	Sanford and Ward, 1986
2	*Lemur catta*	Lemur kata	Také/pick up food	21	2	7	3	8	0	captive	Ward et al., 1995
2			Hold/eat chow	21	4	5	2	10	0	semi- free	Bennett et al., 1995
2			Hold/eat fruit	21	6	4	3	6	2	semi- free	
2			Také food from box	13	3	4	3	0	3	wild	Milliken et al., 1989
2			Pick up and peel food	13	5	2	4	2	0	wild	
2	*Varecia variegata variegata*	Lemur vari	Také/pick up food	19	3	7	8	1	0	captive	Nelson et al., 2009
1	*Indri indri*	Indri	Branch reach	16	0	5	9	2	0	wild	Rigamonti et al., 2005
1			Higher support	16	0	0	12	4	0	wild	

* N= celkový počet jedinců

* AL= vždy levorucí, SL= částečně levorucí, A= bez preference, SR= částečně pravorucí, AR= vždy pravorucí

Tab. III.: Přehled preferencí končetin u novosvětských opic, pozorované druhy, vyhodnocení úrovní, druh úkolu, distribuce jedinců, typ ubikace a zdroj.

Level	Species (lat.)	Species (czech)	Task	N	Distribution of individuals					Settings	Source
					AL	SL	A	SR	AR		
1	*Saguinus oedipus*	Tamarín pinčí	Social grooming	15	0	0	8	7	0	captive	Diamond and McGrew, 1994
1			Self- grooming	8	0	0	8	0	0	captive	
1			Scratch self	20	0	1	18	1	0	captive	
1			Hit another	18	0	0	15	3	0	captive	
1			Carry object	11	0	0	7	2	2	captive	
1			One- arm vert. Suspension	28	0	9	13	6	0	captive	King, 1995
2			Spont. Grasp object	30	0	5	13	12	0	captive	
2			Také food	14	0	5	4	5	0	captive	Roney and King, 1993
2			Také food while vert. Cling	14	0	4	2	8	0	captive	
2			Také food while suspended	20	0	10	5	5	0	captive	King, 1995
2			Také food from moving platform	22	2	7	5	6	2	captive	
2			Také food from static platform	22	3	7	2	6	6	captive	
4			Hold object	20	0	0	6	14	0	captive	Diamond and McGrew, 1994
4			Pick up object	20	0	0	5	14	1	captive	
1	*Cebus capucinus*	Malpa kapucínská	Pick up food	51	0	2	45	4	0	wild	Panger, 1997
1			Tap object (forage)	10	0	0	10	0	0	wild	
1			Pick up food	14	0	0	11	3	0	wild	
1			Carry object	14	0	0	12	2	0	wild	
2			Non- food object on substrate	6	1	1	1	1	2	wild	
2			Reaching for food	8	0	5	1	2	0	captive	Meunier and Vauclair, 2007
2			Tube task	13	0	6	1	6	0	captive	
2			Pick up leaf	8	0	2	4	2	0	captive	Garber et al., 2008
2			Seize banana	8	0	2	4	2	0	captive	
1	*Cebus apella*	Malpa běloprdá	Touch self	35	0	0	32	3	0	captive	Westergaard et al., 1997
1			Pick up food	22	0	4	15	3	0	captive	Parr et al., 1997
1			Pick up food	13	0	2	8	3	0	captive	Anderson et al., 1996
1			Pick out food	35	0	3	22	10	0	captive	Westergaard et al., 1997
2			Pick up food	28	0	8	13	7	0	captive	
2			Hang and pick up food	13	0	3	6	4	0	captive	Anderson et al., 1996
2			Také food from tube	13	0	6	3	4	0	captive	
2			Probe for honey (tool)	10	0	5	1	4	0	captive	
2			Probe for honey (bipedal)	10	0	6	1	3	0	captive	
2			Také liquid from tube	13	0	6	1	4	2	captive	
2			Také food from tube (bipedal)	13	0	6	1	5	1	captive	
2			Také food from container	21	2	6	1	9	3	captive	Westergaard and Suomi, 1993
2			"Sponge" up juice (tool)	14	1	4	2	5	2	captive	
2			Hammer nuts (tool)	14	1	7	2	3	1	captive	
2			Také food from pipe	34	1	13	5	11	4	captive	Westergaard and Suomi, 1996
2			Také food from tube	44	5	12	9	14	4	captive	
2			Také food from basket	22	0	10	9	3	0	captive	Parr et al., 1997
2			Také hidden food from box	22	0	9	11	2	0	captive	
3			Také liquid from tube (bipedal)	13	3	3	1	1	5	captive	Anderson et al., 1996
3			Probe liquid from tube (tool)	13	7	1	0	2	3	captive	Westergaard and Suomi, 1994
3			Probe liquid from tube (tool)	18	1	6	2	1	8	captive	Westergaard and Suomi, 1997
4			Cut barrier with stone (tool)	6	0	0	0	4	2	captive	Westergaard and Suomi, 1996
4			Strike stone on substrate	14	0	1	4	9	0	captive	
4			Pick up food (bipedal)	28	0	6	5	16	1	captive	Westergaard et al., 1997
4			Také hidden, matrixed food	22	0	13	6	3	0	captive	Parr et al., 1997
4			Také hidden food from water	22	0	15	2	5	0	captive	
4			Tube task	15	0	11	1	3	0	captive	Phillips and Thompson, 2013
4			Tool use task	7	0	5	1	1	0	captive	Lilak and Phillips, 2008
2			Tube task	11	0	5	1	5	0	captive	
4			Box task	11	0	8	1	2	0	captive	
4			Reaching for food	11	0	8	1	2	0	captive	
1	*Saimiri sciureus*	Kotul veverovitý	Touch own face	9	0	0	8	1	0	captive	Aruguete et al., 1992
1			Scratch own body	13	0	0	11	2	0	captive	
1			Pick up food	12	0	3	6	3	0	captive	Laska, 1996
2			Také food from ring (bipedal)	12	1	5	2	4	0	captive	
2			Také hidden food (bipedal)	12	1	4	1	6	0	captive	
2			Také food from tube (bipedal)	12	2	4	0	3	3	captive	
2			Také food (quadrupedal)	30	0	12	5	13	0	captive	Roney and King, 1993
2			Také food while vert.cling	30	1	15	0	14	0	captive	
2			Také food while vert.cling	16	0	3	3	9	1	captive	King and Landau, 1993
2			Také food from slot (quadrupedal)	30	0	10	5	14	1	captive	
2			Také food from slot (bipedal)	30	2	7	8	12	1	captive	
2			Touch environment	13	0	7	0	6	0	captive	Aruguete et al., 1992
4			Grasp fish in bowl	16	0	11	2	2	1	captive	King and Landau, 1993
4			Grasp fish in pool	12	0	9	3	0	0	captive	
4			Unimanual reaching	37	0	21	2	14	0	captive	Meguerditchian et al., 2012
4			Tube task	38	0	8	5	25	0	captive	
4			Resting postures	20	0	12	2	6	0	captive	Laska and Tutsch, 2000
1	*Callithrix jacchus*	Kosman bělovousý	Hold/eat food	17	0	9	2	6	0	captive	Hook- Costigan and Rogers, 1998
1			Hold/eat food	8	0	2	2	4	0	captive	Hook- Costigan and Rogers, 1995
1			Pick up slow- moving food	8	0	2	1	5	0	captive	
1			Také food through hole	8	0	6	1	1	0	captive	
1			Hang and pick up food	8	2	1	2	3	0	captive	
1			Grasp swinging object	8	2	1	2	3	0	captive	
1			Pick up fast- moving food	8	3	0	2	3	0	captive	
4	*Ateles geoffroyi*	Chapun sítnohosamariský	Pick up food	13	3	6	3	0	1	captive	Laska, 1996
4			Pick up food (bipedal)	13	1	9	2	0	1	captive	
4			Také hidden food (bipedal)	13	3	8	0	1	1	captive	
2			Resting postures	20	0	10	2	8	0	captive	Laska and Tutsch, 2000
4	*Cebus nigritus*	Malpa černá	Pick up leaf	6	0	0	2	4	0	captive	Garber et al., 2008
1			Seize banana	7	0	2	4	1	0	captive	
1	*Alouatta palliata*	Vřešťan plášťový	Resting postures	20	0	3	13	4	0	captive	Laska and Tutsch, 2000
1	*Pithecia pithecia*	Chvostan bělolící	Bimanual feeding	15	0	5	9	1	0	wild	Smith and Thompson, 2011
1			Pick	15	0	1	11	3	0	wild	
1			Branch Pull	15	0	4	10	1	0	wild	
1			Unimanual feeding	15	0	2	12	1	0	wild	
1			Rest	15	0	0	15	0	0	wild	
1			Removal food	15	0	1	14	0	0	wild	

* N= celkový počet jedinců

* AL= vždy levorucí, SL= částečně levorucí, A= bez preference, SR= částečně pravorucí, AR= vždy pravorucí

Tab. IV.: Přehled preferencí končetin u kočkodanovitých, pozorované druhy, vyhodnocení úrovní, druh úkolu, distribuce jedinců, typ ubikace a zdroj.

Level	Species (lat.)	Species (czech)	Task	N	Distribution of individuals					Settings	Source
					AL	SL	A	SR	SL		
1	*Presbytis entellus*	Hulman posvátný	Idle (inactive)	10	0	0	10	0	0	wild	Mittra et al., 1997
1			Grasp and retrieve object	10	0	1	9	0	0	wild	
1			Hold object	10	0	1	8	1	0	wild	
1			Groom self	8	0	0	7	1	0	wild	
1			Groom another	6	0	0	5	1	0	wild	
1			Pick up and eat food	10	0	3	6	1	0	wild	
1	*Papio papio*	Pavián guinejský	All free hand movements	18	0	2	11	5	0	captive	Vauclair and Fagot, 1987
2			Pick up food	11	0	2	2	6	1	captive	
1	*Macaca fuscata*	Makak japonský	Carry sweet potatoes	26	1	3	22	0	0	wild	Watanabe and Kawai, 1993
1			Pick up food from ground	41	4	5	29	2	1	wild	Tokuda, 1969
1			Social groom	108	4	15	74	14	1	wild	Takeda, 1994
2			Carry wheat grains	15	0	8	1	6	0	wild	Watanabe and Kawai, 1993
3			Catch thrown sweet potato	24	9	0	11	0	4	wild	Kawai, 1967
1			Stone handling	177	15	8	112	23	19	semi- free	Leca et al., 2010
2	*Macaca mulatta*	Makak rhesus	Pick up food (bipedal)	27	0	9	7	11	1	captive	Westergaard et al., 1997
2			Také food from tube	55	3	11	15	22	4	captive	Westergaard and Suomi, 1996
3			Joystick controls cursor	35	14	0	0	0	21	captive	Hopkins et al., 1992
4			Pick up food (quadrupedal)	28	2	14	8	4	0	captive	Westergaard et al., 1997
4			Také food from box	29	1	20	4	4	0	captive	Fagot et al., 1991
2	*Macaca nemestrina*	Makak vepří	Extract food from hole	10	0	2	3	4	1	captive	Rigamonti et al.,1997
2			Box task	10	0	3	1	6	0	captive	Rigamonti et al., 1998
2	*Cercopithecus neglectus*	Kočkodan Brazzův	Bimanual box task	11	0	8	0	3	0	captive	Maille et al., 2013
2	*Cercocebus torquatus*	Mangabej rudohlavý	QHP pointing task	16	0	7	4	5	0	captive	
2			QHP far grasping task	16	0	8	3	5	0	captive	
2			Bimanual box task	19	0	12	1	6	0	captive	
2			QHP nearby grasping task	16	0	8	4	4	0	captive	
2	*Cercopithecus campbelli*	Kočkodan Campbellův	QHP pointing task	12	0	3	1	8	0	captive	
2			QHP far grasping task	12	0	2	3	7	0	captive	
2			QHP nearby grasping task	12	0	2	4	6	0	captive	
1	*Macaca sylvanus*	Magot berberský	Reaching for food	20	0	3	13	4	0	semi- free	Schmitt et al., 2008
1			Box task	28	0	5	19	4	0	semi- free	
1			Tube task	28	0	4	21	3	0	semi- free	
2	*Macaca maura*	Makak tmavý	Reaching for food	20	0	8	4	8	0	wild	Watanabe, 2010
2	*Rhinopithecus bieti*	Langur Bietův	Reaching for food	11	0	3	3	5	0	captive	Pan et al., 2011
2			Carrying	9	0	3	3	3	0	captive	
1			Foraging	6	0	0	3	3	0	captive	
2	*Papio anubis*	Pavián anubi	Bishop's QHP task	42	0	10	20	12	0	captive	Meunier et al., 2011
4			Gestures	66	0	11	20	35	0	captive	Meguerditchian et al., 2005
4			Gestures	96	0	13	39	44	0	captive	Meguerditchian et al., 2009
4	*Rhinopithecus roxellana*	Langur šiňatý	Tube task	24	0	13	7	4	0	wild	Zhao et al., 2012
2			Reaching for food	10	0	5	1	4	0	wild	Zhao et al., 2008
1			Grooming	26	0	6	17	3	0	wild	Zhao et al., 2010

* N= celkový počet jedinců

* AL= vždy levorucí, SL= částečně levorucí, A= bez preference, SR= částečně pravorucí, AR= vždy pravorucí

Tab. V.: Přehled preferencí končetin u lidoopů (vyjma šimpanze učenlivého), pozorované druhy, vyhodnocení úrovní, druh úkolu, distribuce jedinců, typ ubikace a zdroj.

Level	Species (lat.)	Species (czech)	Task	N	Distribution of individuals					Settings	Source
					AL	SL	A	SR	AR		
1	*Hylobates syndactylus*	Gibon siamang	Pick up food or object (precision)	13	0	0	13	0	0	captive	Heestand, 1986
1			Pick up food or object (power)	13	0	0	12	1	0	captive	
1			Hang suspended by arm	13	0	2	9	2	0	captive	
1			Leading arm in climb	13	0	0	7	6	0	captive	
2			Pick up food	8	0	2	3	3	0	captive	Stafford et al., 1990
1	*Gorilla gorilla gorilla*	Gorila nížinná západní	Pick up food or object (precision)	29	0	2	23	4	0	captive	Heestand, 1986
1			Pick up food or object (power)	29	0	1	25	3	0	captive	
1			Leading arm in climb	29	0	1	20	4	0	captive	
2			Pick up food	12	0	2	5	5	0	captive	Olson et al., 1990
2			Pick up food	10	0	3	4	3	0	captive	Fagot and Vauclair, 1988
4			Pick up food from mesh	12	0	2	0	10	0	captive	Olson et al., 1990
4			Leading arm in walk- run	29	0	2	8	19	0	captive	Heestand, 1986
5			Extract food- sliding panel	8	5	2	0	1	0	captive	Fagot and Vauclair, 1988
1			Reaching for food	22	0	5	11	6	0	captive	Harrison and Nystrom, 2010
1			Carrying	14	0	2	10	2	0	captive	
1			Scratching	14	0	1	13	0	0	captive	
4			Bimanual action	12	0	0	4	8	0	captive	Tubiowo and Forrester, 2013
4			Tube task	76	0	17	18	41	0	captive	Hopkins et al., 2011
4			Feeding	33	0	24	0	9	0	wild	Parnell, 2001
2			Tube task	31	0	13	4	14	0	captive	Hopkins et al., 2003
1			Unimanual actions	12	0	0	7	3	2	wild	Forrester and Leavens, 2011
2			Unimanual feeding	14	0	5	5	4	0	captive	Lambert, 2012
2			Bimanual feeding	14	0	5	2	7	0	captive	
1	*Gorilla gorilla beringei*	Gorila horská	Chest beat	6	0	0	4	2	0	wild	Schaller, 1963
2			Procure nettle	38	1	9	10	16	2	wild	Byrne and Byrne, 1993
2			Procure Galium	38	0	20	5	13	0	wild	
2			Accumulate Galium	38	2	19	4	12	1	wild	
2			Hold nettle	38	3	11	3	19	2	wild	
2			Eat Galium	38	7	16	2	12	1	wild	
2			Process Galium	38	8	13	3	13	1	wild	Byrne and Byrne, 1991
2			Eat nettle	38	11	11	1	7	8	wild	Byrne and Byrne, 1993
3			Process celery	38	11	7	5	3	12	wild	Byrne and Byrne, 1991
3			Process nettle	36	12	7	4	4	9	wild	
5			Process thistle leaf	33	5	6	4	2	16	wild	
2	*Hylobates concolor*	Gibon černý	Pick up food	7	0	1	3	3	0	captive	Stafford et al., 1990
2	*Hylobates lar*	Gibon lar	Pick up food	8	0	6	0	2	0	captive	Olson et al., 1990
2			Leading arm in brachiation	11	0	5	4	2	0	captive	Heestand, 1986
4			Pick off food from mesh	6	0	6	0	0	0	captive	Olson et al., 1990
4			Leading arm in walk- run	13	0	1	3	9	0	captive	Heestand, 1986
1	*Pongo pygmaeus*	Orangutan bornejský	Pick up food or object (precision)	8	0	0	7	1	0	captive	
1			Pick up food or object (power)	8	0	0	8	0	0	captive	
1			Leading arm in climb	8	0	0	8	0	0	captive	
2			Pick up food	12	0	3	5	4	0	captive	Olson et al., 1990
2			Pick off food from mesh	12	0	3	5	4	0	captive	
2			Pick up food (quadrupedal)	9	0	3	4	2	0	captive	Hopkins, 1993
2			Pick up food (upright)	8	0	1	3	4	0	captive	
2			Leading arm in walk- run	8	0	1	0	7	0	captive	Heestand, 1986
2			Unimanual feeding	8	0	2	0	6	0	wild	Peters and Rogers, 2008
1			Unimanual feeding	8	0	2	4	2	0	captive	O'Malley and McGrew, 2006
1			Bimanual feeding	8	0	1	6	1	0	captive	
2			Tool use	8	0	4	3	1	0	captive	
4			Tube task	47	0	27	11	9	0	captive	Hopkins et al., 2011
4			Tube task	19	0	15	0	4	0	captive	Hopkins et al., 2003
1	*Pan paniscus*	Šimpanz bonobo	Carry food, object or infant	11	0	2	9	0	0	captive	Hopkins et al., 1993
1			Touch own head or face	11	0	1	9	1	0	captive	
1			Touch own body	10	0	2	8	0	0	captive	
1			Communicative gesture	9	0	1	6	2	0	captive	
1			Grasp food	11	0	1	8	2	0	captive	
1			Leading arm in locomotion	11	0	0	6	5	0	captive	Hopkins and deWaal, 1995
1			Carry food, object or infant	10	0	4	6	0	0	captive	
1			Touch own head or face	10	0	2	8	0	0	captive	
1			Touch own body	10	0	0	8	2	0	captive	
1			Pick up food	10	0	1	9	0	0	captive	
1			Leading arm in locomotion	10	0	0	3	7	0	captive	
2			Tube task	29	0	15	3	11	0	captive	Chapelain and Hogervorst, 2009
2			Reaching for food	22	0	4	8	10	0	captive	Harrison and Nystrom, 2008
2			Tube task	118	0	50	17	51	0	captive	Hopkins et al., 2011
4			Focal sampling	14	0	2	0	11	1	captive	Schafer, 1997
2			Tube task	77	0	20	35	22	0	captive	Chapelain et al., 2011

* N= celkový počet jedinců

* AL= vždy levorucí, SL= částečně levorucí, A= bez preference, SR= částečně pravorucí, AR= vždy pravorucí

Tab. VI.: Přehled preferencí končetin u šimpanze učenlivého, vyhodnocení úrovní, druh úkolu, distribuce jedinců, typ ubikace a zdroj.

Level	Species	Task	N	Distribution of individuals					Settings	Source
				AL	SL	A	SR	AR		
1	*Pan troglodytes*	Pluck attached food	32	0	0	32	0	0	wild	Marchant and McGrew, 1996
1		Scratch self	36	0	1	34	1	0	wild	
1		Eat	35	0	1	31	3	0	wild	
1		Social groom	31	0	1	28	2	0	wild	
1		Pick up food/object (precision)	20	0	1	17	2	0	captive	Heestand, 1986
1		Pick up food/object (power)	20	0	3	15	2	0	captive	
1		Leading arm in climb	20	0	0	14	6	0	captive	
1		Social groom	20	0	2	17	1	0	wild	Marchant, 1983
1		Pick up and hold object	26	0	4	21	1	0	wild	
1		Carry object	26	0	7	15	4	0	wild	
1		Pick up and eat food	26	0	9	13	4	0	wild	
1		Pick attached food	19	0	1	18	0	0	wild	Sugiyama et al., 1993
1		Pick up food	20	1	2	13	3	1	wild	Boesch, 1991
1		Social groom	15	0	0	10	4	1	wild	
1		Groom self	6	0	1	5	0	0	captive	Steiner, 1990
1		Eat by hand	6	0	2	4	0	0	captive	
1		Hold object or other	7	0	2	4	1	0	captive	
1		Touch own body	26	0	3	20	3	0	captive	Aruguete et al., 1992
1		Touch own face	25	0	5	18	2	0	captive	
1		Touch environment	25	0	1	14	10	0	captive	
1		Pick up food	80	2	20	42	16	0	captive	Tonooka and Matsuzawa, 1995
1		Throw (tool)	18	0	4	9	5	0	wild	Marchant, 1983
2		Pick up food (quadrupedal)	40	0	11	20	9	0	captive	Hopkins, 1993
2		Manipulate object	7	0	4	1	2	0	captive	Steiner, 1990
2		Pick up/touch food/object/other	26	0	11	5	10	0	wild	Marchant, 1983
2		Pick up food	31	0	10	6	15	0	wild	Colell et al., 1995
2		Throw (tool)	36	5	4	6	12	9	wild	Hopkins et al., 1993
3		Hammer nuts (tool)	41	8	10	5	8	10	wild	Boesch, 1991
3		Dip wadge	16	3	1	3	0	9	wild	
3		Crack fruit on anvil	14	4	1	2	2	5	captive	McGrew et al., 1997
3		Hammer nuts (tool)	13	5	0	1	2	5	captive	Sugiyama et al., 1993
3		Fish for termites (tool)	36	12	4	9	5	6	captive	McGrew and Marchant, 1996
4		Drink from hand	9	1	0	0	4	4	captive	Colell et al., 1995
4		Make waves with hand	8	1	0	0	4	3	captive	
4		Leading arm in walk- run	20	0	4	3	13	0	captive	Heestand, 1986
4		Eat while holding food	140	0	25	66	49	0	captive	Hopkins, 1994
4		Pick up food (upright)	40	0	5	13	22	0	captive	Hopkins, 1993
4		Tube task	100	0	1	14	48	0	captive	Llorente et al., 2011
2		Tube task	46	0	17	4	25	0	captive	Braccini et al., 2010
2		Unimanual grooming	192	0	61	68	63	0	captive	Hopkins et al., 2007
1		Bimanual grooming	125	0	19	72	34	0	captive	
2		Fish for termites (tool)	190	0	74	52	63	0	captive	Hopkins et al., 2009
1		Unimanual hand action	9	0	0	6	3	0	captive	Forrester et al., 2012
4		Tube task	541	0	155	115	271	0	captive	Hopkins et al., 2011
4		Fish for termites (tool)	27	0	16	2	9	0	wild	Bogart et al., 2012
2		MRI (Magnetic Resonance Image)	53	0	7	37	9	0	captive	Cantalupo et al., 2008
1		Pick up	28	0	6	14	6	0	captive	Fletcher and Weghorst, 2005
1		Bat	26	0	5	14	7	0	captive	
1		Scratch self	26	0	0	23	3	0	captive	
1		Hold object or other	26	0	6	19	1	0	captive	
1		Touch face	26	0	3	20	3	0	captive	
1		Nosewipe	26	0	1	21	4	0	captive	
1		Groom other	21	0	1	18	2	0	captive	
2		Pluck	25	0	9	11	5	0	captive	
1		Pull	25	0	3	21	1	0	captive	
1		Cross arms	19	0	3	13	3	0	captive	
1		Carry object	23	0	7	14	2	0	captive	
1		Rake substrate	21	0	2	18	1	0	captive	
1		Self groom	20	0	3	15	2	0	captive	
1		Arm wrestle	19	0	0	15	4	0	captive	
1		Touch other	21	0	0	19	2	0	captive	
1		Poke	17	0	1	13	3	0	captive	
1		Reach	17	0	2	14	1	0	captive	
1		Drum	6	0	0	3	3	0	captive	
1		Embrace	13	0	1	11	1	0	captive	
2		Reaching task	16	0	6	3	7	0	captive	Lacreuse et al.,1999
4		Tube task	19	0	5	4	10	0	captive	
4		Haptic task	20	0	5	2	13	0	captive	

* N= celkový počet jedinců

* AL= vždy levorucí, SL= částečně levorucí, A= bez preference, SR= částečně pravorucí, AR= vždy pravorucí