

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Vizuální komunikace u psů

Bakalářská práce

Autorka práce: Marie Zemanová

Obor studia: Kynologie

Vedoucí práce: Ing. Ludvík Pinc, Ph.D.

© 2022 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

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

V Praze dne 22. 4. 2022

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Ludvíku Pincovi, Ph.D. za odborné vedení mé bakalářské práce, pomoc při dohledávání zdrojů a poskytnutí cenných rad. Mé poděkování patří také Bc. Tereze Krchové za stylistickou korekturu.

Vizuální komunikace u psů

Souhrn

Bakalářská práce se věnuje tématu vizuální komunikace u psů, a to zejména v rovině mezidruhové komunikace mezi člověkem a psem. Přináší stručný přehled o typech komunikace, základní souhrn rozdílného zrakového vnímání lidí a psů a konkrétní příklady lidsko-psí komunikace. Rovněž upozorňuje na meziplennou variabilitu a klade důraz na výběr správné metodiky při výzkumech zaměřených na psí vizuální kognitivní schopnosti.

Psi jsou společenská zvířata a komunikace s ostatními jedinci je pro ně nezbytná. Používají všechny druhy komunikace: vizuální, akustickou, taktilní a olfaktorickou, která je pro psy velmi důležitá, protože šlechtění omezilo komunikaci vizuální. Zástupci brachycefalických plemen, psi s kupírovanýma ušima či ocasem a dlouhosrstí jedinci mají sníženou schopnost vizuální komunikace, ať už z hlediska přijímání, nebo předávání informací.

Od ostatních druhů zvířat se psi vyznačují výjimečnou schopností komunikace s lidmi, při níž dochází k vzájemnému porozumění a sdílení emocí. Psi komunikují s lidmi za pomoci stejných signálů, které používají ve vnitrodruhovém dorozumívání, ale signály mohou nést jiný význam. Psi jsou velmi citliví na lidské chování a pro správný vztah mezi majitelem a psem je nesmírně důležité pochopení mezidruhové signalizace. Majitelé psů mají tendence se zaměřovat spíše na vokalizace a na hrubé pohyby těla než na ty jemné, které už v počátečních fázích stresu nesou informace o nepohodě jedince. Veterinární lékaři a behavioristé by měli být nápomocní a majitelům vysvětlit jemnější signály a indikátory stresu u psa.

Na vizuální komunikaci bylo zaměřeno mnoho kognitivních studií. Bohužel, valná většina z nich byla prováděna v souladu s lidskými zrakovými schopnostmi. Zrak lidí se ale od psů v mnohém liší. V porovnání s člověkem lze zrak psa považovat za horší v aspektech jako je rozsah binokulárního pole, vnímání barev, akomodační rozsah a zraková ostrost. Naopak v ohledech, jako je schopnost zraku fungovat za šera, velikost zorného pole, rozlišování odstínů šedi, překonává psí zrak ten lidský. Díky výjimečné variabilitě jsou rozdíly ve zraku patrné i mezi jednotlivými plemeny. Zmíněné odlišnosti je třeba brát v potaz a následně je zohledňovat při výběru adekvátní metodiky.

Klíčová slova: konejšivé signály; mezidruhová komunikace; oko; psovité šelmy; zrakové vnímání

Visual Communication in Dogs

Summary

This bachelor thesis focuses on the dog's visual communication, particularly on interspecies communication between humans and dogs. It comes with a brief outline of diverse types of communication, the outline of different visual perception of humans and dogs and particular examples of human-dog communication. It points out the variation between breeds as well and emphasizes the choice of a correct methodology during the dog visual cognitive ability focused research.

Dogs are social animals and the communication with other individuals is necessary for them. They use all types of communication: visual, acoustic, tactile, and olfactory, which is especially important for dogs, because selective breeding slightly limited their visual communication. When it comes to accepting or giving the information, the representatives of brachycephalic breeds, dogs with the docked tail, docked ears and long-haired dogs have a limited ability of visual communication.

Dogs differ from other animal species in a way that they have an extraordinary ability to communicate with humans, by which they share their emotions, and which allows the mutual understanding as well. Dogs communicate with humans by using the same signals that they use for intraspecies communication, but the meaning of these signals may differ. Dogs react sensitively to human behaviour, and it is important to understand the interspecies communication to have a right relationship between the dog and their owner. The owners tend to focus more on gross body movements rather than on more subtle signals, which can easily indicate the information about dog's discomfort in the early phases of stress. Veterinarians and veterinary behaviorists should be able to help the owners to identify and explain these more subtle signals and indicators of stress in dog's behaviour.

A huge number of cognitive studies focused on the visual communication. Unfortunately, many of these studies were done in accordance with human visual abilities. But the human and dog's vision differ in several ways. In comparison with human vision, the dog's sight can be considered worse in aspects like binocular overlap, color perception, accommodative range and visual acuity. On the other hand, the dog's vision overcomes the human vision in terms like the ability of the eye to function in dim light, the size of field of view and the ability to differentiate shades of gray. Considering an extraordinary variability between the breeds, there are differences in their vision as well. We must take into account these differences and subsequently choose an adequate methodology.

Keywords: calming signals; canids; eye; interspecific communication; visual perception

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíl práce.....	8
3 Literární rešerše.....	9
3.1 Komunikace zvířat a vizuální komunikace	9
3.1.1 Komunikace zvířat.....	9
3.1.2 Druhy komunikace u psů	9
3.1.3 Taktilní komunikace	11
3.1.4 Vizuální komunikace u psů	11
3.2 Anatomie vizuálního percepčního systému u psa.....	13
3.2.1 Základy vize.....	13
3.2.2 Citlivost na světlo	15
3.2.3 Citlivost na pohyb.....	15
3.2.4 Diskriminace jasu	16
3.2.5 Citlivost na monitory	16
3.2.6 Vizuální perspektiva	16
3.2.7 Vizuální zorné pole.....	17
3.2.8 Stereopse (vnímání hloubky).....	17
3.2.9 Zraková ostrost	18
3.2.10 Vnímání formy a rozlišovací schopnosti	19
3.2.11 Barevné vnímání	20
3.2.12 Schopnost vnímat ultrafialové světlo a magnetorecepce.....	21
3.3 Intraspecifická vizuální komunikace u psů	22
3.4 Interspecifická vizuální komunikace u psů	22
3.4.1 Oční kontakt.....	23
3.4.2 Oční kontakt jako strategie při řešení problému.....	24
3.4.3 Konejšivé signály.....	25
3.5 Rozdíly ve zrakovém vnímání u psů a lidí	29
4 Závěr	30
5 Bibliografie	31

1 Úvod

Komunikace je velmi důležitá pro sdělování informací ostatním jedincům (Landsberg et al. 2013). Aby mohla být komunikace úspěšná, musí oba účastníci dorozumívacího procesu používat stejný kód a rozumět mu (Mariti et al. 2017). Je tedy logické, že komunikace probíhá mezi příslušníky stejného druhu, rovněž ale probíhá i mezi jedinci jiných druhů, typickým příkladem je komunikace mezi psem a člověkem (Elgier et al. 2009). V komunikaci s lidmi si psi osvojili specifické dovednosti (Kaminski & Nitzschner 2013), díky nimž jsou schopni unikátního dorozumívání, vzájemného porozumění a sdílení emocí (Panksepp 1998). Už v raných fázích svého vývoje jsou psi citliví na signály vydávané člověkem (Agnetta et al. 2000; Riedel et al. 2008; Wallis et al. 2015).

Psi patří mezi sociální druhy a komunikace je pro ně nezbytná (Cools et al. 2008). Kvůli omezení ve vizuální komunikaci je pro psy velmi důležitá komunikace olfaktorická (Nott 1992). Psi čich je velmi citlivý na detekci všelijakých pachů a u některých plemen byla tato vlastnost ještě podpořena selektivním šlechtěním (Simpson 1997).

Ve srovnání s ostatními psovitými šelmami (Bradshaw & Nott 1995) je psí hlasový repertoár široký a propracovaný (Yeon 2007). Hlasové projevy psa mu usnadňují komunikaci s lidmi (Pongrácz et al. 2010) a je velmi pravděpodobné, že rozvoj hlasových dovedností nastal v důsledku komunikace s člověkem (Molnár et al. 2008; Pongrácz et al. 2010).

Jakýmsi úskalím v komunikaci mezi psem a člověkem je taktilní komunikace. Pro lidi je přirozené navazovat fyzický kontakt (Kostarczyk & Fonberg 1982). Naopak pro psy je taktilní komunikace vzácná a používají ji ve specifických situacích (Kuhne et al. 2012A). Lidské doteky tak mohou ve psech vzbuzovat různé pocity, od pozitivních po negativní (Miklósi 2016).

Vizuální komunikace u psů je velmi složitá (Goodwin et al. 1997) a zahrnuje obličejové a postojové signály (Fox 1970), které psi zdědili po svých předcích (vlcích). Nicméně, kvůli selekci není řada plemen schopna tuto formu komunikace naplno využívat (Beaver 1982; Blackshaw 1985). Převážně se jedná o plemena se znaky pedomorfózy (Goodwin et al. 1997).

Na zrakovém vnímání se podílí mnoho faktorů. Patří mezi ně citlivost na světlo a pohyb, diskriminace jasu, citlivost na monitory, vizuální perspektiva, zorné pole, stereopse, zraková ostrost, vnímání formy a rozlišovací schopnosti, barevné vnímání, schopnost vnímat ultrafialové světlo a magnetorecepce. Vizuální schopnost psů je podobná vidění ostatních psovitých šelem, vlku obecnému (*Canis lupus*) (Miller & Murphy 1995), lišce ostrovní (*Urocyon littoralis*), lišce obecné (*Vulpes Vulpes*) či lišce polární (*Alopex lagopus*) (Jacobs et al. 1993).

Za jeden z nejdůležitějších prvků komunikace lze považovat oční kontakt. Zatímco vlci se očním kontaktu vyhýbají (Hare et al. 2002; Miklósi et al. 2003; Kubinyi et al. 2007; Virányi et al. 2008; Gácsi et al. 2009A), psi ho navazují záměrně, neví-li si s něčím rady (Gaunet 2008; Marshall-Pescini et al. 2009; Gaunet 2010) nebo chtějí-li svému pánovi ukázat místo či objekt (Miklósi et al. 2000; Virányi et al. 2006).

Běžnou součástí interspecifické komunikace mezi psem a člověkem jsou konejšivé signály. Konejšivé signály signalizují nejistotu, potencionální riziko a snahu změnit směr interakce (Firnkes et al. 2017; Mariti et al. 2017). Někteří je považují za možné známky stresu (Beerda et al. 1997; Beerda et al. 1998; Schilder & van der Borg 2004; Tod et al. 2005; Rooney et al. 2009; Mariti et al. 2012). Mariti et al. (2012) uvádí, že pro správný vztah mezi člověkem a psem a pro prevenci problémů s welfare je velmi důležité, aby majitel uměl konejšivé signály a další známky stresu rozpoznat a správně interpretovat. Pochopení mezidruhové signalizace je nezbytné, protože lidé jsou hlavními sociálními partnery domácích psů (Firnkes et al. 2017).

2 Cíl práce

Cílem práce je shrnutí relevantních vědeckých poznatků v oblasti vizuální komunikace domácích psů a vypracování vědecké literární rešerše. Práce bude zahrnovat jak interspecifickou komunikaci mezi psy a lidmi, tak i intraspecifickou komunikaci v rámci druhu. Poznatky získané během práce na rešerši budou shrnuty do jedné nebo více přehledných tabulek. V závěru práce budou shrnuta doporučení směřující k eliminaci agonistických interakcí mezi psy a agresivních útoků psů proti člověku.

3 Literární rešerše

3.1 Komunikace zvířat a vizuální komunikace

3.1.1 Komunikace zvířat

Komunikace je definována jako přenos informací, ke kterému dochází, jestliže jedinec (odesílatel) vyšle signál, kterým může změnit chování jiného jedince (příjemce) (Landsberg et al. 2013). Komunikace je považována za cílený dorozumívací proces, jehož základní složkou je signál (Simpson 1997), který nese informaci (Mariti et al. 2017). Pro efektivní komunikaci je důležité, aby odesílatel vyslal signál, který příjemce úspěšně zachytí (Simpson 1997) a zároveň, aby oba účastníci komunikace používali stejný kód a rozuměli mu (Mariti et al. 2017). Signál je také charakterizován jako činnost, která zvyšuje fitness odesílatele tím, že ovlivňuje chování příjemců (Dawkins & Krebs 1978; Hasson 1994). Příkladem je způsob lovu pavouka bolasového (*Mastophora* sp.), který vylučuje látky, jimiž láká svou kořist, konkrétně samce blýskavky kukuřičné (*Spodoptera frugiperda* J. E. Smith, 1797) (Eberhard 1977). Ti na ně reagují, protože nejsou schopni tyto látky odlišit od feromonů, které uvolňují samičky jejich druhu.

Komunikace probíhá mezi příslušníky stejného i odlišného druhu, např. mezi lidmi a psy (Elgier et al. 2009). Ke komunikaci mezi zvířaty dochází tehdy, když pozorovatel může zaznamenat předvídatelné změny v chování jednoho z nich (příjemce) v reakci na určité signály od vysílajícího zvířete (odesílatele) (Wilson 1975). Tato definice na rozdíl od tradičních přístupů, které zdůrazňovaly přenos informací, vyzdvihuje vliv na chování příjemce (Rendall et al. 2009). Z evolučního hlediska selekce zvýhodňuje odesílatele, jejichž signály ovlivňují chování příjemců ve prospěch odesílatele (Carazo & Font 2010). Úspěšná komunikace je pro sociální druhy klíčová, protože umožňuje předvídat jednání druhých a přizpůsobovat vlastní chování, což vede k synchronizačnímu efektu (Csányi 2000). Z tohoto hlediska lze mnoho interakcí definovat jako komunikační akty, které však nutně neznamenají záměr zúčastněných členů (Leavens & Hopkins 1999).

3.1.2 Druhy komunikace u psů

Psi jsou společenská zvířata a komunikace je pro ně nezbytná. Používají všechny druhy komunikace (Cools et al. 2008): vizuální, olfaktorickou, akustickou (Bradshaw & Nott 1995) i taktilní.

3.1.2.1 Olfaktorická komunikace

Psi mají vysoce citlivý čich, díky kterému dokážou detekovat pachy i ve velmi malé koncentraci a v prostředí, kde se nachází nespočet dalších pachů. U některých plemen psů byla tato vlastnost ještě rozvinuta pomocí selektivního šlechtění (Simpson 1997). Olfaktorická komunikace je pro psy velmi důležitá, protože díky šlechtění byla omezena komunikace vizuální (Nott 1992).

Pachy jsou produkovány různými typy žláz, které se nacházejí zejména v koutku tlamy, v ušních boltcích, prepuciálních a vaginálních žlázách a análních váčcích (Bradshaw & Rooney 2016). To je důvodem, proč psi jeví zvýšený zájem o očichávání těchto oblastí, ze kterých tímto způsobem získávají informace o jedinci. Olfaktorická komunikace je tedy zprostředkována již zmíněnými sekrety z análních žlázek, dále pak výkaly či močí (Bekoff 1979). Uvedené látky

mohou nést informaci o druhu, pohlaví a identitě. Když pes prožívá emoci, např. úzkost, uvolňuje do okolního prostředí charakteristický tělesný pach (Siniscalchi et al. 2016). Uvolňování olfaktorického signálu je pod prahem vědomí (Pause 2012) a může probíhat bez komunikačního záměru, jak bylo popsáno u informací týkajících se jedince, pohlaví a emoci (Penn et al. 2007; Siniscalchi et al. 2016).

Pro olfaktorickou komunikaci je typické pachové značkovací chování, které se skládá ze dvou fází. První fáze zahrnuje zkoumání a posuzování stop druhých jedinců. V následující fázi ukládá jedinec svůj pach v blízkosti stop druhých jedinců nebo přímo na ně (Cafazzo et al. 2012). Psi i feny projevují velký zájem o moč neznámých jedinců a zkoumají ji za účelem posouzení partnera nebo ohrožení (Lisberg & Snowdon 2009).

V prostředí přetrvávají pachy delší dobu a předávají se na blízkou či střední vzdálenost. Odesílatel tedy nemusí být bezpodmínečně ve stejném místě jako příjemce, nebo přinejmenším nemusí být vidět, tj. pokud je ukryt v hustém porostu. Na rozdíl od vizuálních a akustických signálů ale nemohou odrážet aktuální změny motivačního stavu odesílatele (Simpson 1997).

3.1.2.2 Akustická komunikace

Psi mají široký a propracovaný hlasový repertoár (Yeon 2007). Ačkoli se jejich vokalizace podobá jejich nejbližšímu příbuznému, vlkovi, psi ve srovnání s vlky vokalizují v širší škále sociálních kontextů a tuto vlastnost si zachovávají i v dospělosti (Pongrácz et al. 2010). Obecně psi štěkají mnohem více než ostatní psovité šelmy (Bradshaw & Nott 1995). Vyvinuly se u nich nové formy již existujících vokalizací, které získaly odlišné akustické i funkční vlastnosti, což jim usnadnilo komunikaci s lidmi (Pongrácz et al. 2010). Lidé jsou schopni z vokalizace psů získávat informace nejen o fyzických vlastnostech vysílajícího psa, kdy například vrčení vydávané většími psy hodnotí lidé jako agresivnější než vrčení menšího psa (Taylor et al. 2009), ale také o jeho emocionálním stavu (Pongrácz et al. 2005; Faragó et al. 2010B). Vývoj různých a četných hlasových signálů u psů tedy mohl být modulován jejich účinností při předávání specifických informací pro komunikaci s člověkem. Tuto hypotézu dále podporuje existence individuální variability akustických vlastností štěkání směřovaného na člověka v neagonistických kontextech (při hře s míčkem, při odchodu na procházku), která se může utvářet podle reakce majitele během každodenních interakcí (Molnár et al. 2008; Pongrácz et al. 2010).

Štěkání jsou krátké, explozivní a opakované signály s velmi variabilní akustickou strukturou (dominantní frekvenční rozsah mezi 160 a 2 630 Hz), které si liší mezi plemeny a dokonce i mezi jednotlivci (Feddersen-Petersen 2000; Yin & McCowan 2004). Obecně se používají v interakcích na krátkou vzdálenost a v několika behaviorálních kontextech, jako je pozdrav, varování, snaha získat pozornost, během hry (Yeon 2007), frustraci a separační úzkosti (Simpson 1997). Dle Simpson slouží psi štěkání ke komunikaci na větší vzdálenost, kdy pes sděluje svou polohu či individuální identitu.

Různá plemena psů vykazují odlišné tendence štěkání v hlasové komunikaci. Plemena příbuzná vlkům, např. shar-pei, chow, basenji, štěkají jen ve výjimečných případech. Oproti tomu mohou jiná plemena vykazovat specifický typ štěkání, mezi ně patří např. lovečtí psi (Pongrácz et al. 2010).

Vokalizaci, jako je vrčení a kňučení, používají psi při komunikaci na krátkou a střední vzdálenost. Nízkofrekvenční širokopásmové vokalizace jsou vydávány hlavně během agonistických interakcí jako varovný nebo výhrůžný signál nebo během herních interakcí (Yeon 2007). Psi dokážou na základě poslechu vrčení posoudit tělesnou velikost jiného jedince a správně přiřadit slyšený zvuk obrázku, který jej zobrazuje (Faragó et al. 2010A).

Vrčení psů má akustickou strukturu závislou na kontextu. Zejména se liší jeho časové rysy, základní frekvence a formantový rozptyl mezi hravým a agresivním vrčením vydávaným k ohrožení cizí osoby nebo k hlídání kosti (Taylor et al. 2009; Faragó et al. 2010B).

Vytí udržuje skupinovou soudržnost, sténání a nařikání jsou známkou akutního stresu či akutní bolesti a mručení je spojeno s potěšením (Yeon 2007). Kňučení je přítomné při pozdravu, frustraci, bolesti či v situacích, kdy se submisivní jedinec podřizuje dominantnímu (Simpson 1997).

Psovitě šelmy mohou z vokalizace ostatních psů získávat informace o jejich emocionálním stavu. Dokážou správně identifikovat emoční valenci konspicifických vokalizací, přičemž hravé a agresivní vokalizace spojují s odpovídajícími emočními výrazy (Albuquerque et al. 2016). V komunikaci s konspicifickými jedinci používají psi spíše signály určené pro dlouhou vzdálenost (Feddersen-Petersen 2000). Naopak v interakci s člověkem používají především signály na krátkou vzdálenost, jako je štěkání, vrčení a kňučení.

3.1.3 Taktilní komunikace

Psi využívají fyzický kontakt ke komunikaci s jinými jedinci jen zřídka a taktilní interakce (např. péče o srst) jsou zpravidla krátkodobé (Kostarczyk & Fonberg 1982). Taktilní komunikace se také objevuje při agonistických interakcích k zapůsobení na protivníka (např. intenzivní fyzický kontakt, přiložení tlap na záda podřízeného psa, uchopení tlapy podřízeného psa nebo i sevření psovoda při ritualizované agresi) nebo k udržení sociální vazby (Kuhne et al. 2012A).

Naopak lidé mají tendenci iniciovat a udržovat fyzický kontakt se psy s vyšší frekvencí a delší dobou trvání, protože jde o typický rys lidské komunikace (Kostarczyk & Fonberg 1982). Lidská gesta mohou během fyzické interakce se psem vyvolávat pozitivní, ale i negativní emocionální stavy u psů, které pak vedou k odpovídajícím reakcím zvířat (přiblížení, stažení) (Miklósi 2016).

Jsou psi, kteří projevují nepříjemné pocity pomocí ambivalentních signálů a konfliktního chování během všech blízkých fyzických interakcí (Luescher & Reisner 2008). Jejich chování závisí také na tom, na jaké části těla je saháno. Psi např. nemají rádi, dotýkají-li se lidé jejich zadních nohou, tlapy nebo temene hlavy (Keuster et al. 2006). Psi si mohou hlazení těchto konkrétních míst vykládat jako agonistické komunikační signály, což může způsobit narušení původně vyvážené vazby mezi psem a člověkem (Miklósi 2016). Zdá se, že psi lépe snášejí fyzické kontakty po stranách hrudníku a pod bradou. Avšak vzhledem k tomu, že reakce psů na manipulace závisí na mnoha faktorech (tj. na genetice, raných zkušenostech, socializaci s člověkem, fyzickém i duševním zdraví, plemeni, učení a zejména pak kontextu, v němž interakce probíhá (Vas et al. 2008; Kuhne et al. 2012A)), neexistuje zatím žádný vědecký závěr o tom, jak správně psy hladit, případně si s nimi hrát (Keuster et al. 2006).

3.1.4 Vizuální komunikace u psů

Vizuální komunikace u psů je složitá a je ovlivněna mnoha faktory, jako jsou emoce a morfologie psa (Goodwin et al. 1997). Formy vizuální komunikace zahrnují obličejové a postojové signály (Fox 1970), včetně pozic ocasu a uší (Lehner 1978). Tyto formy zdědili psi po svých předcích (vlčích) (Fox 1970), ale kvůli umělé selekci, díky níž se plemena liší svou morfologií (Hart & Hart 1985; Bradshaw et al. 1996; Svartberg 2006), není řada plemen schopna tyto signály vysílat (Beaver 1982; Blackshaw 1985). Jedná se převážně o plemena, která se svou morfologií odlišují co nejvíce od vlků a nesou znaky pedomorfózy (= zachování juvenilní morfologie a chování u dospělého jedince) (Goodwin et al. 1997). U některých psů

tak vedla umělá selekce ke snížené schopnosti sociální signalizace (Bradshaw & Rooney 2016) - například brachycefalictí psi, psi s kupírovanýma ušima nebo s velmi krátkým ocasem. Dlouhá nebo hustá srst některých plemen může zakrývat vizuální signály, mezi něž patří např. piloerekce, nebo dokonce celé části těla psů jako oči, tlamu nebo nohy. Proto může být vizuální komunikace pro některé psy velmi náročná, a to jak z hlediska předávání, tak přijímání informací.

Při setkání psů s jinými konspecifickými jedinci jsou velikost a postoj těla prvními vnímanými vizuálními signály, které poskytují vůbec první informace o záměrech ostatních jedinců (Bradshaw & Rooney 2016). Výrazy tváře a postoje těla nesou informaci o emocích (Hasegawa et al. 2014) a tvoří kontinuum signálů zahrnujících úroveň strachu až agrese (Lehner 1978).

Ocas pomáhá definovat posturální projevy a jeho pozice spolu s pohyby sdělují informace o vnitřním stavu a záměrech jedince. Zvednutý ocas vyjadřuje sebedůvěru, vzrušení nebo ochotu psa přiblížit se k druhému jedinci např. při pozdravu nebo při hře (Bradshaw & Rooney 2016). Strnulý ocas vyjadřuje hrozbu nebo úzkost. Ocas držení nízko nebo schovaný mezi končetinami signalizuje strach, úzkost nebo uklidnění, protože opticky zmenšuje velikost jedince. Rychlé pohyby ocasu vyjadřují různé emoční stavy podle polohy. Pokud je ocas držení vysoko, vyjadřují psi sebedůvěru, zatímco nízké vrtění je spojeno s úzkostí, nervozitou nebo vnitřním konfliktem.

Když se psi dívají na podněty, které mají spojeny s pozitivními emocemi (např. na svého majitele), jejich ocas se pohybuje více na pravou stranu. Pokud se dívají na podnět, který v nich volává negativní emoci (např. neznámý pes s agonistickým chováním), vrtí pes ocasem více doleva (Siniscalchi et al. 2018). Pohyb ocasu totiž závisí na kontralaterální straně mozku (Buxton & Goodman 1967). Levopřavé směry vrtění ocasem jsou v souladu s *Davidsonovou hypotézou o laterální valenci (hypotéza specifické valence)* o specializaci levé strany mozku na řízení behaviorálních reakcí (vrtění vpravo při pozitivním podnětu) a hlavní roli pravé strany mozku pro řízení abstinence reakcí (vrtění vlevo při negativním podnětu) (Huppert et al. 2004). Pro vizuální vnitrodruhovou komunikaci je rozhodující, že psi jsou zřejmě schopni detekovat asymetrii pohybu ocasu jiných konspecifických jedinců, a tak nepřímou usuzovat na jejich emoční stav (Siniscalchi et al. 2013A).

Při blízkém setkání si mezi sebou psi předávají informace o svém vnitřním stavu výrazem obličeje, změnou pohledu, polohy uší a tlamy. Dříve byla mimika považována za mimovolný projev emočního stavu jedince. Nedávný výzkum však zjistil, že za pomoci mimiky se psi snaží aktivně komunikovat s ostatními jedinci (Kaminski et al. 2017).

Velmi důležitou roli při komunikaci psů hraje oblast očí. Její role je důležitá zejména k rozpoznávání výrazu psů. Psi se obvykle dívají na druhé jedince, aby jim dali najevo hrozbu, a naopak se očnímu kontaktu vyhýbají, chtějí-li snížit napětí během interakce (Bradshaw & Rooney 2016).

Vizuální projevy mají nespočet výhod, a to jak pro odesílatele, tak pro příjemce (Simpson 1997). Lze je použít dle aktuální situace v prostředí a mohou být odstupňovány, aby poskytovaly informace o motivaci a emočním stavu. Jsou efektivní pro komunikaci na blízkou a střední vzdálenost (v rámci rozsahu vidění psovitých šelem). Nevýhodou vizuálních signálů je, že v prostředí nepřetrvávají, nejsou účinné v nepřítomnosti odesílatele a nejsou užitečné pro komunikaci na velkou vzdálenost.

Navzdory skutečnosti, že komunikační chování lze popsat odděleně, je důležité jednotlivá chování pozorovat a posuzovat v kontextu všech ostatních signálů, které v danou chvíli jedinci projevují. Je tedy potřeba vnímat celkovou řeč těla, aby bylo možné správně interpretovat emoční stav jedince (Siniscalchi et al. 2018).

3.2 Anatomie vizuálního percepčního systému u psa

3.2.1 Základy vize

Psi jsou morfologicky nejrozmanitějším druhem na světě (Wayne 1986) s výjimečnou variabilitou mezi plemeny (Wayne & Ostrander 2007). Psi se liší v chování, které odráží různé selekční tlaky, jež jsou geneticky zakódovány. Například lovecká plemena byla selektována k lovu zrakem a rychlému pronásledování, zatímco teriéři byli využíváni k lovu hlodavců, k čemuž bylo zapotřebí dobrého čichu a mohutné tělesné stavby vhodné k hrabání (Byosiere et al. 2018). Zmíněné typy plemen se mezi sebou liší výškou, velikostí, typem těla, morfologií obličeje i chováním. Morfologická různorodost může mít vliv na následek výkonů a zdá se, že při nejmenším u psů může tato různorodost ovlivňovat také vizuální zpracování (McGreevy et al. 2004; Roberts et al. 2010).

Na zrakovém vnímání se podílí mnoho faktorů jako je citlivost na světlo a pohyb, diskriminace jasu, citlivost na monitory, vizuální perspektiva, zorné pole, stereopse, zraková ostrost, vnímání formy a rozlišovací schopnosti, barevné vnímání, schopnost vnímat ultrafialové světlo a magnetorecepce. Při vnímání vizuálních podnětů mozek přijímá příchozí informace a zároveň je kombinuje s předchozími zkušenostmi a zážitky (Knill & Pouget 2004). Díky tomu je vytvořeno optimální povědomí o okolním dění.

Neurobiologické poznatky naznačují, že existují podobnosti ve vizuálních systémech obratlovců (Lamb et al. 2007), stejně jako v nervových obvodech, které jsou základem vidění u lidí, primátů a dalších savců (Masland & Martin 2007). Je však zřejmé, že selekční tlak vedl k rozdílům ve vnímacích procesech (Lamb et al. 2007; Feng et al. 2017). To je způsobeno tím, že různé druhy zvířat mají odlišné vlastnosti a funkce, které jsou pravděpodobně specializované tak, aby bylo zvíře dokonale přizpůsobeno svému prostředí (Byosiere et al. 2018). Ačkoli z okolí přijímají stejné informace, každé zvíře je zpracovává a interpretuje odlišně. Vizuální schopnost psů je podobná vidění příbuzných psovitých šelem, jimiž jsou např. vlci obecní (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) (Miller & Murphy 1995), lišky ostrovní (*Urocyon littoralis* Baird, 1857), lišky obecné (*Vulpes* Linnaeus, 1758) či lišky polární (*Alopex lagopus* Linnaeus, 1758) (Jacobs et al. 1993).

Jak psi, tak lidé, mají oči uzpůsobené k vidění za jasného i tlumeného světla, ale jejich sítnice jsou rozdílné. Lidé mají vysoce specializovanou oblast centrální sítnice, kde se nacházejí hustě rozmístěné čípky a gangliové buňky. Tato oblast se nazývá *fovea* a umožňuje vysokou ostrost vidění za jasného světla. Periferní části lidské sítnice mají menší hustotu gangliových buněk a převažují v nich tyčinky, které umožňují vidění za šera (Lind et al. 2017).

Psi nemají *foveu*, ale někteří mají zrakový pruh, což je oblast s nejvyšší zrakovou ostroostí (Hebel 1976; Peichl 1992). U psů se zrakový pruh nachází v tapetální části sítnice (Hebel 1976). Oválná temporální část zrakového pruhu obsahuje obvykle pouze kapiláry (některé větší cévy mohou do této oblasti zasahovat) a nervová vlákna směřují k zrakovému disku dorzálně a ventrálně od zrakového pruhu (Kemp & Jacobson 1992; Peichl 1992; Hebel 1976). Pravděpodobně proto, aby se zabránilo snížení zrakové ostroosti v této oblasti tím, že by světlo rušilo fotoreceptory. V této oblasti je také vysoká koncentrace rodopsinu (Kemp & Jacobson 1992). Oválná temporální část zrakového pruhu pravděpodobně hraje roli při zlepšování binokulárního vidění (Hebel 1976; Peichl 1992). Nosní lineární prodloužení pruhu může usnadňovat skenování horizontu a tím psovi umožňovat lépe využívat širší zorné pole.

Jiní psi mají méně výrazné zrakové pruhy nebo mají *areu centralis*, která podobně jako lidská *fovea* umožňuje velmi ostré vidění v malé části zorného pole (Peichl 1992; McGreevy et al. 2004; Beltran et al. 2014). Předpokládá se, že zrakový pruh se vyskytuje

u dolichocefalických plemen (např. chrti) a *area centralis* je naopak charakteristická pro brachycefalická plemena (např. mops) (McGreevy et al. 2004).

McGreevy et al. (2004) pozoroval, že velikost psích očí je variabilní a silně koreluje s rozměry lebky. Zdá se, že některé morfologické odchylky, jako jsou např. délka nosu a tvar obličeje, mohou ovlivňovat strukturu oka. Také se zdá, že celkový počet gangliových buněk sítnice koreluje s rozměrem lebky a velikostí oka. Rozmístění gangliových buněk sítnice je velmi variabilní a koreluje s délkou nosu.

3.2.1.1 Rozdíly zrakového pruhu u psů a vlků

Vlci mají výrazný zrakový pruh s hustou centrální oblastí a rozšířením daleko do spánkové a nosní části sítnice (Peichl 1992). Zrakový pruh umožňuje vlkům zkoumání horizontu s relativně vysokou zrakovou ostrostí. Naproti tomu u psů je zrakový pruh podobný tomu u vlků, nebo je menší a méně hustě obsazený v centrální oblasti. Vlci mají obecně větší maximální hustotu gangliových buněk (12 000-14 000/mm²) než většina psů (6 400-14 400/mm²). Z toho vyplývá, že zraková ostrost u vlků může být lepší než u psů. Dále vyplývá, že stálost tvaru zrakového pruhu u vlků může být důsledkem tlaku prostředí v jejich přirozeném stavu. Podobně může být variabilita tvaru zrakového pruhu u psů výsledkem šlechtitelských programů, které vyvíjejí selekční tlak na maximalizaci zrakové výkonnosti.

Zrakový pruh u vlků napomáhá sledovat členy smečky při lovu a zároveň udržovat směr pohledu na kořist (Harrington & Asa 2003). O stejný případ by se mohlo jednat i u chrtů (Lind et al. 2017). Také je ale možné, že důležitější než zraková ostrost je u chrtů citlivost na pohyb (Miklósi 2015). Nicméně, je potřeba to dále zkoumat.

V posledních letech vzniklo velké množství empirických a teoretických studií o mechanismech a evolučních procesech zapojených do sociokognitivních schopností psů (Pongrácz et al. 2017). Naprostá většina těchto studií zahrnuje vizuální úkoly, přičemž některé z nich jsou zaměřeny na rozlišování jemných detailů. Při volbě protokolů byly nejčastěji použity metody, které byly dříve úspěšně využity ve srovnávacích výzkumech na lidech a primátech. Pokud jsou zrakové schopnosti zvířat popisovány z hlediska lidských zrakových schopností, nemusí být přesným zobrazením toho, jak zvířata vidí (Miller & Murphy 1995).

Pongrácz et al. (2017) se ve své práci zabýval otázkou, zda přesnost a rychlost odpovědi lidských subjektů budou ovlivněny formou fotografie (původní, pozměněná). Předpokládal, že čím méně zřetelné bude ukázání směru, tím větší bude pokles výkonnosti a úspěšnosti testovaných subjektů. Polovina snímků byla upravena tak, aby simulovala psí vidění (dichromatické vidění, nižší zraková ostrost, nižší rozlišení jasu). Na obrázcích byly vyobrazeny tři směrové indikace, kdy žena *natažením ruky, otočením hlavy* nebo pouze *pohledem* ukazuje na levou nebo pravou stranu. Lidé měli uvést směr, který žena na fotografii ukazuje.

Výsledky ukázaly, že u fotografií, které simulovaly vidění psa, měli lidé potíže zjistit směr pohledu. Taktéž u fotografií v pozměněné formě byli méně úspěšnější a trvalo jim delší dobu zodpovědět úkol. To naznačuje, jak obtížné bylo dešifrovat *pohledy* z pozměněných obrázků. Lidé reagovali na *pohledy* pomaleji než na zbylé dva směrové signály (*natažená ruka, otočení hlavy*).

I když jsou nashromážděné důkazy nepřímé (založeny na reakci lidí a ne psů), výsledky naznačují, že některé vizuální úkoly pro psy mohou ležet na prahu nebo dokonce za prahem jejich schopností zrakového vnímání. Pongrácz et al. (2017) vyzývá vědce, aby brali v úvahu

rozdíly mezi zrakovým vnímáním u psů a lidí, a to konkrétně vývojem vizuálních podnětů, které by lépe odpovídaly zrakovým schopnostem psů.

3.2.2 Citlivost na světlo

Psí zrak není uzpůsoben čistě pro denní nebo noční podmínky, ale zachovává si dobrý výkon jak během dne, tak za šera (Duke-Elder 1958). Tyčinky umístěné na sítnici obsahují fotopigment rodopsin (= receptor spřažený s g-proteinem), který je vysoce citlivý na světlo a zlepšuje vidění za zhoršených světelných podmínek (Byosiere et al. 2018). U psů má rodopsin maximální citlivost na světlo vlnových délek mezi 506 a 510 nm (Parkes et al. 1982; Kemp & Jacobson 1992; Jacobs et al. 1993). U lidí má rodopsin maximální citlivost na vlnovou délku 495 nm (Kraft et al. 1993). Vzhledem k tomu, že maximální citlivost rodopsinu na vlnovou délku se mezi psy a lidmi výrazně neliší, předpokládá se, že lepší vidění psů za zhoršených světelných podmínek je způsobeno jinými příčinami (Miller & Murphy 1995).

Jednou z takových příčin může být reflexní *tapetum lucidum*. *Tapetum lucidum* je vysoce buněčná struktura, která je velmi bohatá na zinek a cystein (Weitzel et al. 1955; Wyman & Donovan 1965; Hebel 1971; Lesiuk & Braekevelt 1983; Wen et al. 1985; Burns et al. 1988) a běžně se vyskytuje u obratlovců (Ollivier et al. 2004), vyjma lidí. *Tapetum lucidum* pravděpodobně umožňuje psovi detekovat objekty v tlumeném světle tím, že odráží neabsorbované světlo zpět na receptory. Takovýto odraz umožňuje fotoreceptorům zachytit každé kvantum světla. Na druhou stranu, rozptyl světla během takového procesu může snížit schopnost oka zaznamenávat přesné detaily obrazu (Walls 1963).

Tapetum lucidum mimo jiné zvířeti pomáhá lépe se vyrovnávat s rozdíly v intenzitě osvětlení (Miller & Murphy 1995). Za běžných podmínek, kdy je země tmavší než obloha, přijímá horní část sítnice světlo z tmavší země a dolní část sítnice světlo ze světlejší oblohy. Nastanou ale také situace, kdy je země světlejší než obloha, např. když je zem pokryta sněhem či pískem. Tehdy se zapojuje *tapetum lucidum*, které pomáhá zlepšit kontrast s tmavou půdou a níže umístěné *tapetum nigrum*, které snižuje rozptyl světla z jasné oblohy. Jedním z dalších mechanismů, který se podílí na snižování rozdílů v intenzitě osvětlení, je např. reflexní změna velikosti zorniček.

Ne všichni psi ale *tapetum lucidum* na sítnici mají. Granar et al. (2011) tuto oblast zkoumala ve vzorku 539 psů a zjistila, že *tapetum lucidum* bylo zcela přítomno pouze u 70,3 % a u 1,9 % úplně chybělo. Obecně platí, že malá plemena (papillon, sheltie, jezevčík, americký kokršpaněl, knírač malý, pudl trpasličí, havanský psík, kavalír king charles španěl) mají menší oblast *tapetum lucidum*, zatímco velká plemena (border kolie, leonberger, samojed, zlatý retriever, anglický špringr španěl) jej mají v plné velikosti. Zdá se tedy, že velikost *tapetum lucidum* závisí do značné míry na plemeni a tělesné velikosti, ale výrazné rozdíly lze pozorovat i v rámci jednoho plemene. Např. u laboratorních bíglů byla pozorována dědičná degenerace *tapetum lucidum* (Burns et al. 1988) a někteří labradorští retrievři postrádají *tapetum lucidum* úplně (Granar et al. 2011). Protože *tapetum lucidum* slouží k detekci malého množství světla, dalo by se předpokládat, že jeho absence u některých jedinců povede k horšími rozlišování mezi světelnými podmínkami (Byosiere et al. 2018). Nicméně, k potvrzení této myšlenky zatím neexistují žádné důkazy a ani Miller & Murphy (1995) ve svém přehledu neuvádějí funkční rozdíly mezi jednotlivci.

3.2.3 Citlivost na pohyb

Duke-Elder (1958) považuje citlivost na pohyb za jeden z kritických aspektů psiho vidění vnímání pohybu. Psi, stejně jako lidé, jsou citlivější na pohybující předměty

než na předměty, které jsou v klidu (Miller & Murphy 1995). Detekce pohybů a tvarů je zprostředkovávána tyčinkami, jež jsou dominantním fotoreceptorem u psů. Ve studii z roku 1936 o vizuálním výkonu psů dokázali nejcitlivější psi rozpoznat pohybující se objekty ve vzdálenosti 810 až 900 m, ale tentýž nehybný objekt rozeznali pouze ze vzdálenosti 585 m nebo menší (Walls 1963).

3.2.4 Diskriminace jasu

Diskriminace jasu je schopnost rozlišovat mezi různými odstíny (Pongrácz et al. 2017), která je měřena stanovením nejmenšího rozdílu v jasu mezi dvěma podněty. Vyjadřuje se jako poměr intenzity obou povrchů a označuje se jako Weberova frakce. U člověka činí Weberova frakce 0,11 (Griebel & Schmid 1997) a k podobným závěrům u psů došel také Stone (1921), který naměřil hodnoty 0,10 a 0,12. Stone však hodnotil psy pouze na jedné standardní intenzitě jasu, což může představovat potencionální omezení. Psychofyzikální studie na lidech ukazují, že prahové hodnoty rozlišování podle jasu klesají s rostoucí intenzitou světla (Craik 1938).

Pretterer et al. (2004) ve své studii zkoumala diskriminaci jasu u jednoho německého a dvou belgických ovčáků, přičemž došla k závěru, že hodnoty Weberovy frakce nabývají u psů 0,22 a 0,27. Podle těchto výsledků lze usoudit, že schopnost rozlišit jas je u psů dvakrát horší než u lidí. Ve srovnání s hodnotami, ke kterým došel Stone (1921), naznačuje výsledek z roku 2004 relativně vysoký práh rozlišování jasu u psů. Nicméně, Scholtyssek et al. (2008) již dříve naznačila, že vysoký práh, jenž pozorovala Pretterer et al. (2004), je pravděpodobně důsledkem experimentálních metod a může podhodnocovat schopnost diskriminace jasu u psů.

3.2.5 Citlivost na monitory

Citlivost na blikající světla je významným parametrem, protože mnoho studií využívá podněty prezentované na obrazovce (Byosiere et al. 2018). Rychlost splnutí blikání je bod, kdy rychle blikající světlo splyne v jeden obraz. To je důležité zejména během videí, která jsou založena na prezentaci rychlého sledu statických obrázků. Pokud je snímková frekvence (Hz) pod prahem citlivosti, bude blikání viditelné a výsledný film bude působit trhaně.

Výsledky dřívějších elektroretinografických studií anestetizovaných psů ukázaly, že psi jsou schopni detekovat blikání maximálně do frekvence 20 Hz (Aguirre & Rubin 1975; Aguirre 1978). V pozdější studii Healy et al. (2013) pozoroval, že frekvence psů je 80 Hz ve srovnání s 60 Hz u lidí. Tato zjištění naznačují, že psi jsou na blikání citlivější než lidé (Byosiere et al. 2018). To, co se lidem může jevit jako plynule se pohybující video, pes může vnímat jako po sobě jdoucí snímky. Vystává tedy otázka, zda je výkon psů v poznávacích testech skutečným ukazatelem jejich kognitivních schopností.

3.2.6 Vizuální perspektiva

Výška očí nad zemí má zásadní vliv na vnímání prostředí jakýmkoli zvířetem (Miller & Murphy 1995). Zraková perspektiva u psů je orientována podstatně blíže k zemi, než je tomu u lidí, a i mezi jednotlivými plemeny jsou výškové rozdíly, které mohou ovlivnit individuální zrakový vjem (Byosiere et al. 2018). Porovnáme-li plemena jako shih-tzu a irského vlkodava, stejně vysoká tráva se pro ně bude jevit zcela rozdílně (Miller & Murphy 1995). Pro malé plemeno bude tráva představovat bariéru ztěžující výhled do krajiny, zatímco vlkodavovi nebude činit žádné problémy.

3.2.7 Vizualní zorné pole

Rozsah zorného pole se u psů liší podle plemene kvůli výrazným rozdílům v umístění očí na lebce (Murphy & Pollock 1993). U brachycefalických plemen jsou oči více laterálně umístěny a rozsah pole binokulárního vidění se pravděpodobně liší od pole binokulárního vidění mezocefalických a dolichocefalických plemen, u nichž jsou oči orientovány více dopředu (viz obr. 1). Také délka čenichu může ovlivňovat velikost pole binokulárního vidění (Miller & Murphy 1995; Evans & De Lahunta 2013).



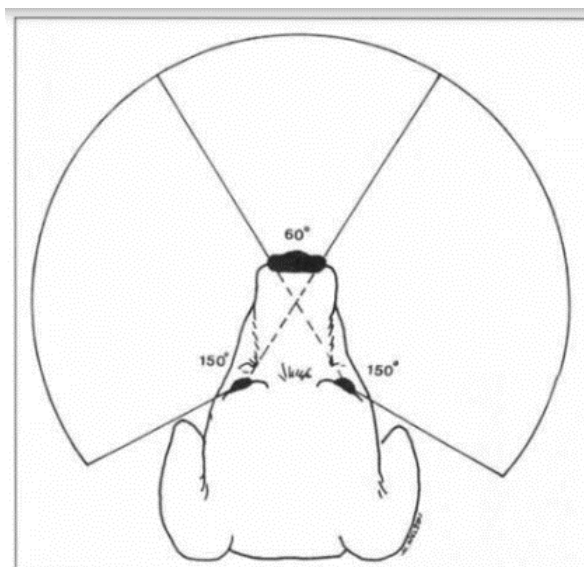
Obr. 1 Fotografie zachycující zástupce brachycefalických (A), mezocefalických (B) a dolichocefalických (C) plemen psů (Byosiere et al. 2018).

Na základě výpočtů z morfologických dat bylo zorné pole u mezocefalického plemene psa odhadnuto přibližně na 250° (Walls 1963). V jedné studii byli dva psi smíšených plemen o hmotnosti 20 kg se středně dlouhými čenichy vycvičeni k fixaci na jeden vizuální podnět a reakci na druhý podnět zavedený v omezené oblasti jejich periferního zorného pole (Sherman & Wilson 1975). Zorné pole těchto psů bylo odhadnuto na 240° . Z těchto odhadů vyplývá, že typický pes vidí každým okem od 120° ipsilaterálně a do 15 až 30° kontralaterálně, což představuje celkové monokulární zorné pole 135 až 150° .

Ve srovnání s člověkem je zorné pole typického psa (obr. 2) přibližně o 60 až 70° větší než zorné pole člověka, což psům poskytuje větší schopnost sledovat horizont (Miller & Murphy 1995). Zorné pole u lidí je přibližně 180° (Walls 1963).

3.2.8 Stereopse (vnímání hloubky)

Hloubkové vnímání je umožněno díky oblasti, kde se jednotlivá zorná pole očí překrývají – tzv. oblast binokulárního vidění (Miller & Murphy 1995). Stereopse neboli vnímání hloubky představuje zrakovou schopnost vnímat svět ve třech rozměrech a zvyšuje se v oblastech, kde se zorná pole obou očí překrývají (Bishop 1987). K tomu dochází, když obě oči vidí vnější svět z různých úhlů pohledu a informace se spojí a vytvoří jeden obraz. Právě sloučení obrazu umožňuje oku přesně vnímat hloubku. Míra binokulárního překrytí je u lidí větší než u psů (Miller & Murphy 1995) a je odhadována na 140° (Walls 1963).



Obr. 2 Rozsah monokulárního a binokulárního zorného pole u typického mezocefalického psa (Miller & Murphy 1995).

U psů existují různé odhady binokulárního překrytí, které se liší na základě obrovské variability typů morfologie obličejů a také metodiky použité k výpočtu odhadů. V behaviorálních studiích je velikost binokulárního pole odhadována mezi 30° až 60° (Sherman & Wilson 1975). Na základě hustoty gangliových buněk byla velikost binokulárního pole vypočítána mezi 35° až 40° (Peichl 1992). A na základě optické úvahy bylo zjištěno, že míra binokulárního překrytí je přibližně 80° až 116° (Duke-Elder 1958; Walls 1963). Nicméně je pravděpodobné, že výpočty založené na optických úvahách nadhodnocují rozsah binokulárního pole u psů, protože čenich blokuje větší část pohledu temporální sítnice na nosní zorné pole a že rozsah binokulárního pole je u průměrného psa pravděpodobně v rozmezí 30° až 60°.

3.2.9 Zraková ostrost

Zraková ostrost umožňuje vidět detaily objektu odděleně a nerozmazaně a závisí na optických vlastnostech oka (tj. schopnost oka generovat přesně zaostřený obraz), na schopnosti sítnice detekovat a zpracovávat obrazy a na schopnosti zrakových drah interpretovat obrazy, které jsou jim zasílány (Walls 1963). Zraková ostrost závisí na hustotě fotoreceptorů a gangliových buněk a také na ohniskové vzdálenosti (Land & Nilsson 2002). Obecně se předpokládá, že zraková ostrost u psů je omezena sítnicí a ne optickými vlastnostmi oka nebo postretinálním nervovým zpracováním v mozku (Odom et al. 1983).

3.2.9.1 Optické faktory zrakové ostrosti

Optická média oka (rohovka, komorová voda, čočka, sklivec) jsou zodpovědná za vytvoření správně zaměřeného obrazu na sítnici (Miller & Murphy 1995). Psi jsou schopni přesně zobrazit na sítnici objekty, které jsou ve vzdálenosti 33 až 50 cm od jejich očí, ale objekty bližší než tato vzdálenost jsou rozmazané (Duke-Elder 1958). Proto musí psi při zkoumání velmi blízkých předmětů používat další smysly, jako je čich nebo chuť, které doplňují zrak.

3.2.9.2 Sítnicové faktory zrakové ostrosti

Lepší vidění za šera u psů vyžaduje, aby se větší počet fotoreceptorů (především tyčinek) synapticky sbíhal na jednu gangliovou buňku, což má za následek sníženou ostrost vidění (Miller & Murphy 1995). Na druhou stranu sítnice s vynikající rozlišovací schopností mají velký počet gangliových buněk a vláken zrakového nervu a vysokou hustotu fotoreceptorů. Například lidský zrakový nerv obsahuje 1,2 milionu nervových vláken, zatímco psí zrakový nerv jich má 167 000 (Arey & Gore 1942; Potts et al. 1972).

3.2.9.3 Odhady zrakové ostrosti

Zraková ostrost je měřítkem prostorové frekvence zrakového systému, která je udávána v cyklech na úhlový stupeň (c/st) (Pongrácz et al. 2017). U lidí je nejznámějším faktorem zrakové ostrosti Snellenova tabule, která vyjadřuje schopnost subjektu rozlišit písmena či předměty na určitou vzdálenost – obvykle 10 nebo 20 stop (1 stopa = 0,3048 m) (Miller & Murphy 1995). Snellenovy frakce 20/20, 20/40, 20/100 znamenají, že testovaný subjekt musí být od písmen či předmětu vzdálen 20 stop, aby rozeznal detaily, které člověk bez oční vady dokáže rozlišit ze vzdálenosti 20, 40 či 100 stop.

Odhady zrakové ostrosti u psů se značně liší. Patrně je to z toho důvodu, že hodnoty byly získány různými metodami, např. behaviorálním testováním (Neuhaus & Regenfuss 1967), měřením zrakových evokovaných potenciálů (Odom et al. 1983; Murphy et al. 1997) či pomocí elektroretinografie (Odom et al. 1983).

Při behaviorálních testech byla zraková ostrost při vysoké intenzitě světla (37 luxů) 4 minuty a 50 úhlových vteřin, což je přibližně 20/95 podle Snellenovy tabule (Neuhaus & Regenfuss 1967).

Při odhadu pomocí vizuálně evokovaných potenciálů (elektrická odezva, která vzniká v mozku při stimulaci sítnice osvětlenými obrazci) byla zraková ostrost stanovena na 11,6 cyklů na stupeň, což je přibližně 20/50 podle Snellenovy tabule (Odom et al. 1983). Tato hodnota byla stanovena extrapolací, a tak může být nadhodnocena. Pomocí sofistikovanějšího postupu měření zrakového evokovaného potenciálu byla maximální zraková ostrost stanovena na 7,0 až 9,5 cyklů/stupeň (20/85 až 20/65 podle Snellenovy tabulky) (Murphy et al. 1997).

Ve srovnání s lidmi, u nichž maximální hodnoty zrakové ostrosti oka se pohybují kolem 50 c/st (Russ 2006) a 60 c/st (Campbell & Green 1965), je zraková ostrost u psů čtyřikrát až osmkrát horší než u lidí (Pongrácz et al. 2017).

V nejnovější studii Lind et al. (2017) vycvičil a otestoval psy v diskriminační sestavě se dvěma možnostmi volby denního světla a za šera. Za stejného postupu byli otestováni také lidé. Výsledky studie ukázaly, že psi mohou rozlišovat vzory s prostorovou frekvencí mezi 5,5 a 19,5 cyklu na stupeň (cpd) za denního světla. Lidé během testování dosáhli ostrosti 32,1 až 44,2 cpd, což je výsledek odpovídající i dřívějším studiím. Za šera se zraková ostrost psů pohybovala mezi 1,8 a 3,5 cpd, u lidí mezi 5,9 a 9,9 cpd. V průměru je zraková ostrost lidí tedy třikrát vyšší než u psů. To znamená, že lidé zrakem rozlišují předměty ze zhruba trojnásobné vzdálenosti ve srovnání se psy.

Ve zmíněné studii byli jako subjekty použiti psi plemen sheltie, whippet a mops (Lind et al. 2017), jejichž výsledky poukázaly na značnou variabilitu mezi jedinci. Navzdory předpokladu, dosahoval mops vyšší ostrosti (19,5 cpd) než whippet (6,7 – 15,8 cpd), který byl selektován na rychlost a lov zrakem (Miklósi 2015). Na druhou stranu mops je chován jako společenské plemeno (Mehrkam & Wynne 2014), což postupně vedlo k morfologickým změnám (frontálně umístěné oči) a k vyšší zrakové ostrosti, která by psovi umožňovala vidět drobné změny ve výrazu tváře svého majitele (Lind et al. 2017).

3.2.10 Vnímání formy a rozlišovací schopnosti

Přestože bylo provedeno málo pečlivě kontrolovaných studií (Karn & Munn 1932), je uváděno, že vnímání formy a tvarů je u psů na dobré úrovni (Duke-Elder 1958). Vizuální rozlišovací schopnosti psů se testují převážně pomocí testů, kdy se pes musí rozhodnout pro jeden ze dvou podnětů. Z mnoha studií vyplynulo, že psi se mohou naučit rozlišovat mezi různými podněty (Milgram et al. 1994), jako například mezi černobílými podněty (Araujo et al. 2004; Burman et al. 2011; Frank 2011) či mezi objekty různých velikostí (Milgram et al. 2004; Tapp et al. 2004; Byosiere et al. 2017A).

Byosiere et al. (2018) během hodnocení vizuální diskriminace u psů plemene lagotto romagnolo, kdy posuzovala citlivost na rozlišení velikostí, zjistila, že všechny subjekty úspěšně rozlišovaly mezi kruhy, které se lišily v průměru o 20 %. Dále pak pozorovala rozdíly mezi samotnými jedinci – čtyři z osmi psů byli schopni rozlišit kruhy o průměru 10 % a žádný ze psů nedokázal rozlišit kruhy o průměru 5 %. Tato zjištění jsou srovnatelná s výsledky, které byly nashromážděny u člověka a primátů šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes* Blumenbach, 1775), šimpanze bonobo (*Pan paniscus* Schwartz, 1929), paviána anubi (*Papio anubis* Lesson,

1827), makaka jávského (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821), kteří prokázali úspěšné rozlišování trojrozměrných krychlí lišících se objemem o 20 % (Schmitt et al. 2013).

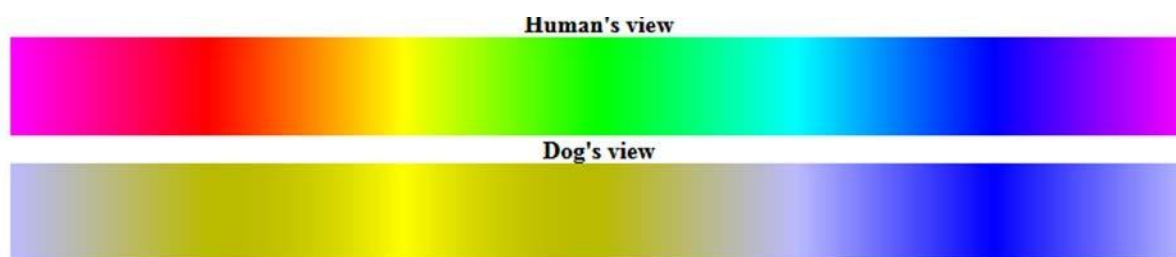
Karn & Munn (1932) zjistili, že psi se rychle dokážou naučit rozlišovat vodorovné a svislé čáry. V jejich experimentech se také naučili rozeznat vzpřímené a obrácené trojúhelníky, i když tento úkol jim zabral více času. Nakonec bylo zjištěno, že jakmile se psi naučili předměty rozlišovat, nebyla tato schopnost závislá na velikosti objektu či zda byl předmět zadán jako pouhý obraz nebo jako vyplněný tvar (Karn & Munn 1932). Teorii, že psi dokážou zobecnit dříve naučené pravidlo na nové podněty, potvrdila i Byosiere et al. (2017B), která poté, co naučila psy rozlišovat mezi různě velkými kruhy, prezentovala psům další útvary jako např. ovály, čtverce, obdélníky, kosočtverce, trojúhelníky a hvězdy. Pouze v případě svislých či vodorovných čar nebylo toto pravidlo potvrzeno. Toto zjištění naznačuje, že čáry mohou psi vnímat odlišně než ostatní tvary.

3.2.11 Barevné vnímání

Dřívější behaviorální studie naznačovaly, že psi barevné vidění nemají a jsou schopni pouze rozlišovat odstíny (Duke-Elder 1958; Neitz et al. 1989). Nicméně, nové a kontrolované studie jasně dokazují, že psi barevné vidění mají a používají je (Neitz et al. 1989; Jacobs et al. 1993).

Barevné vidění umožňují fotopigmenty umístěné na sítnici. U psů, kteří mají dichromatické vidění (Neitz et al. 1989; Jacobs et al. 1993), se v buňkách sítnice nacházejí dva typy fotopigmentů. Při nejmenším tedy existuje alespoň anatomický potenciál pro barevné vidění u psů (Jacobs 1983). První druh čípků, obsažený na sítnici psa, je maximálně citlivý na světlo o vlnové délce 429-435 nm, které se lidem jeví jako fialové. Druhý typ čípků má maximální citlivost na světlo o vlnové délce 555 nm a jeví se lidem jako žlutozelené (Neitz et al. 1989; Jacobs et al. 1993). Samozřejmě, není známo, jestli psi vnímají tytéž barvy stejným způsobem jako lidé, předpokládá se ale, že viditelné spektrum u psů je rozděleno na dva odstíny (Neitz et al. 1989):

- oblast fialové a modrofialové barvy (vlnové délky 430-475 nm) – psi pravděpodobně vnímají jako modrý;
- oblast žlutozelené, žluté a červené barvy (vlnové délky 500-620 nm) – psi pravděpodobně vnímají jako žlutý (obr. 3).



Obr. 3 Srovnání viditelného spektra u jedinců s trichromatickým (nahore) a dichromatickým (dole) barevným viděním (Péter 2019)

Světlo o vlnové délce 475-485 nm (pro lidi modrozelená) se psům jeví jako bílé nebo odstín šedé (Neitz et al. 1989). Psi mají pravděpodobně také úzkou oblast viditelného spektra, která se jim jeví jako bezbarvá.

Ve srovnání s lidmi, kteří mají na sítnici tři typy čípkových fotopigmentů a mají tedy tzv. trichromatické vidění, rozlišují psi méně odstínů barev než lidé (Pongrácz et al. 2017).

Nejvýraznější rozdíly v barevném vidění psů a lidí spočívají v neschopnosti psů rozlišovat mezi vlnovými délkami, které se lidem jeví jako zelené, žlutozelené, žluté, oranžové nebo červené, a v neschopnosti psů rozlišit zelenomodrou od šedé (Miller & Murphy 1995). I s ohledem na toto omezení se zdá, že psi jsou pozorní k barvám, které jsou schopni vnímat. Dva psi plemene shiba byli schopni vhodně identifikovat pozitivní podnět (červený, modrý nebo zelený ve srovnání s šedým) v diskriminačním úkolu se dvěma možnostmi volby, kdy intenzita světla na kartách byla 450-500 luxů (Tanaka et al. 2000). Autoři této studie naznačili, že barevné vidění je poměrně dobře vyvinuté vzhledem k tomu, že psi byli schopni rozlišovat mezi všemi třemi základními barvami a šedou.

Jiná studie ukázala, že v podmínkách přirozeného fotopického osvětlení mohou psi při diskriminačním úkolu, kdy jim byly předloženy žluté a modré podněty, přednostně používat barevné podněty před jasovými (Kasparson et al. 2013). U osmi psů bylo pozorováno, že při rozlišování a rozpoznávání vizuálních objektů používají barevné podněty před jasovými. Tato zjištění naznačují, že barva může být základním rysem vizuálních objektů tak, jak je vnímají psi. Je však zapotřebí dalšího výzkumu k posouzení jejich výkonu v různých světelných podmínkách.

3.2.12 Schopnost vnímat ultrafialové světlo a magnetorecepce

Při mezidruhovém hodnocení citlivosti očí u savců na ultrafialové záření bylo zjištěno, že psi mají čočky, které propouštějí značné množství UV záření (335 nm) (Douglas & Jeffery 2014). To naznačuje, že přestože psi nemají specifický zrakový pigment pro UV záření, mohou být citliví na ultrafialové světlo.

Ve studii z roku 2016 byla pozorována přítomnost kryptochromu 1 v psím oku (Nießner et al. 2016). Kryptochromy patří mezi flavoproteiny, které jsou citlivé na modré světlo a podílí se na detekci magnetického pole Země.

V posledních letech vzniklo velké množství studií, které zkoumaly kognitivní schopnosti psa domácího. Bohužel, u valné většiny studií nebylo bráno v potaz vizuální vidění psa, ale spíše byly výzkumy prováděny v souladu s lidskými zrakovými schopnostmi. Byosiere et al. (2018) pokládá za nezbytné, aby budoucí výzkum přesněji určil zrakové schopnosti psů, zejména s ohledem na rostoucí počet studií, které hodnotí poznávání pomocí paradigmat vyžadujících vidění.

V porovnání s lidským zrakovým systémem člověka lze vizuální systém psa považovat za horší v aspektech jako je rozsah binokulárního pole, vnímání barev, akomodační rozsah a zraková ostrost. V jiných ohledech, jako je např. schopnost zraku fungovat za šera, velikost zorného pole, schopnost rozlišovat odstíny šedi, však psí zrak překonává ten lidský (Miller & Murphy 1995).

Byosiere et al. (2018) ve svých poznatcích dochází k závěru, že morfologické rozdíly, jako jsou délka nosu a umístění očí, mohou psům omezovat nebo naopak pomáhat při vizuálním vnímání okolí. Nicméně, zdůrazňuje, že její závěry nenaznačují fakt, že by morfologické rozdíly přímo ovlivňovaly kognitivní vlastnosti. Pouze chce upozornit na rozdílné výkony morfologických typů plemen při kognitivních úlohách. Vzhledem k různorodé variabilitě morfologických znaků u psů lze předpokládat, že v důsledku selekčních tlaků mohou někteří psi lépe vnímat signály během kognitivních úloh než jiní psi. Může to být dáno rozdíly ve velikosti, výšce a délce nosu. Například ohaři se často vyznačují tím, že mají relativně dlouhé čenichy a mohou být poměrně zdatní ve vnímání pohybu na dálku a potenciálně mohou vnímat svět zcela odlišně od mopsů, kteří mají mnohem plošší obličej, a proto mají větší binokulární překrytí. Pro budoucí výzkum je důležité zjistit, zda tyto morfologické rozdíly souvisejí

s rozdíly v kognitivním výkonu při vizuálně prezentovaných úkolech. Protože je možné, že morfologické rozdíly v oku mohou vést k rozdílům ve vizuálním zpracování, a tak nepřímou ovlivňovat výsledky výkonu ve vizuálních kognitivních úlohách, je třeba klást důraz na správný výběr metodiky. Obecně je velmi potřebné posoudit základní zrakové schopnosti u širšího spektra psů. Ačkoli jsou k dispozici základní poznatky o psím zrakovém systému, vzhledem k malým velikostem vzorků nebo použití omezeného počtu plemen nelze říct, že jsou dosavadní zjištění reprezentativní pro všechna plemena psů.

3.3 Intraspecifická vizuální komunikace u psů

Studium intraspecifické vizuální komunikace u psa domácího začalo pozorováním jeho předka – vlka. Nicméně po čase se ukázalo, že vyvozovat závěry o chování psů na základě poznatků ze studií o vlčích (např. Bradshaw et al. 2009) je zavádějící vzhledem k mezidruhovým rozdílům (Feddersen-Petersen 1991; Miklósi et al. 2004). Přestože vlci a psi vykazují určité podobnosti, jejich chování je značně ovlivněno fylogenetickými a ontogenetickými faktory (Mariti et al. 2017).

3.4 Interspecifická vizuální komunikace u psů

Psi, kteří žijí v těsném kontaktu s člověkem po nejméně 30 000 let (Thalmann et al. 2013), si osvojili specifické dovednosti, které jim umožňují komunikovat s lidmi (Kaminski & Nitzschner 2013). Psi a lidé si mezi sebou vyvinuli unikátní interspecifickou komunikaci, při které dochází ke vzájemnému porozumění a sdílení emocí (Panksepp 1998). V rané fázi svého vývoje vykazují psi vysokou citlivost na signály poskytované člověkem (Agnetta et al. 2000; Riedel et al. 2008; Wallis et al. 2015), spontánně sledují postoj lidského těla a směr pohledu a ukazují cílové místo (Soproni et al. 2001; Miklósi & Soproni 2006; Udell et al. 2008). Dle „human exposure hypothesis“ získali psi tyto dovednosti díky společnému prostředí a blízkému vztahu s člověkem (Hasegawa et al. 2014). Právě společné soužití člověka a psa a vytvoření citové vazby vedlo ke změnám v mezidruhových komunikačních schopnostech, jež vedly k lepšímu vnímání a porozumění signálů druhého druhu a ke správné reakci na ně (Worsley & O'Hara 2018). Vztah mezi psem a člověkem lze charakterizovat jako teorii attachmentu (neboli teorie citové vazby), který je velmi podoben vztahu, jenž vzniká mezi kojencem a pečující osobou (Topál et al. 1998; Siniscalchi et al. 2013B).

Při komunikaci s lidmi používají psi tytéž signály jako ve vnitrodruhové komunikaci, ale některé z nich mohou nést jiný význam, např. oční kontakt (Topál et al. 2014). Mezi dorozumívací prostředky interspecifické komunikace patří různá gesta a signály, jako je vrtění hlavou, přikyvování a ukazování (Agnetta et al. 2000; Soproni et al. 2001; Hare et al. 2002; Hare & Tomasello 2005; Miklósi & Soproni 2006; Reid 2009). Nicméně, za jeden z nejdůležitějších prvků komunikace lze považovat oční kontakt. Navázání a udržování očního kontaktu, označované jako „gazing behavior“, je u lidí, ale i u dalších druhů, např. subhumánních primátů (Tomasello et al. 1998), koz (Kaminski et al. 2005) a vlků (Range et al. 2011) základem intraspecifické komunikace. Jeho důležitost nesmíme opominout ani u interspecifické komunikace, zejména mezi lidmi a psy (Jakovcevic et al. 2012).

Psi umí interpretovat komunikační záměr člověka s tím, že chápou ostenzivně-referenční povahu specifických signálů, jako je oční kontakt nebo cílená řeč (Kaminski et al. 2012; Téglás et al. 2012; Miklósi & Topál 2013). Ostenzivní signály jsou charakteristickým prvkem lidských komunikačních interakcí, které vyjadřují záměr odesílatele zahájit interakci (Topál et al. 2014). Schopnost psů rozpoznávat lidské ostenzivní signály, které jsou v živočišné říši ojedinělé, proto

naznačuje vysokou úroveň adaptace na lidské sociální prostředí (Miklósi & Topál 2013). Flexibilní porozumění lidským gestům navíc umožňuje psům účinně rozlišovat, které z četných a různých lidských sociálních chování projevovaných v každodenním životě jsou určeny přímo jim (Topál et al. 2014). Psi totiž hodnotí stejné chování odlišně podle přítomnosti ostenzivního signálu, který mu předchází nebo ho doprovází, a naopak ignorují nezamýšlené pohyby (Kaminski et al. 2012). Mezi lidskými ostenzivními signály představuje oční kontakt ten nejdůležitější a nejúčinnější (Kaminski et al. 2012; Topál et al. 2014).

Pohyby obličejů psa, jako jsou např. *vyplazení jazyka* či *zvednutí obočí*, jsou používány jako signály k upoutání lidské pozornosti. U člověka signál *zvednutí obočí* vyvolává vrozenou tendenci reagovat na tento ostenzivní signál (Kaminski et al. 2017).

Přestože psi reagují na informativní povahu lidských ostenzivně-referenčních signálů, mohou lidská gesta interpretovat spíše jako příkaz, než aby chápali lidský komunikační záměr sdílet informace (Kaminski & Nitzschner 2013; Miklósi & Topál 2013). Tuto hypotézu podporuje vyšší ochota psů řídit se spíše signály majitele než signály cizí osoby a sledovat lidská gesta při hledání potravy, i když jsou čichové informace o její poloze rozporuplné (Elgier et al. 2009).

3.4.1 Oční kontakt

Schopnost psovitých šelem komunikovat s lidmi se u jednotlivých druhů liší (Wynne et al. 2008). Například většina kojotů není schopna vytušit význam lidských gest (Floyd & Young 2020). Vlci mají tendence se očnímu kontaktu vyhýbat (Hare et al. 2002; Miklósi et al. 2003; Kubinyi et al. 2007; Virányi et al. 2008; Gácsi et al. 2009A), zatímco psi ho navazují záměrně, neví-li si s něčím rady (Gaunet 2008; Marshall-Pescini et al. 2009; Gaunet 2010) nebo chtějí-li svému pánovi označit místo či objekt (Miklósi et al. 2000; Virányi et al. 2006). Právě rozdílné chování vlků a psů přináší hypotézy o pravděpodobném vzniku „gazing behavior.“

První z nich, „working purpose hypothesis,“ hovoří o vlivu selekčního tlaku (Gácsi et al. 2009A; Wobber et al. 2009). Zhruba před 200–500 lety byla v Evropě šlechtěna plemena pro různé pracovní účely a dle konkrétního účelu pak byla zvířata selektována na různé vlohy, díky čemuž vzniklo v tomto období mnoho moderních plemen (Parker et al. 2004; Parker et al. 2010; von Holdt et al. 2010). Podle cíle selekce vykazují jednotlivá moderní plemena odlišné schopnosti vizuálního kontaktu (Wobber et al. 2009). Například plemena, která byla šlechtěna na úzkou spolupráci s lidmi (např. německý ovčák), reagují na gesta mnohem lépe než plemena, která tímto směrem šlechtěna nebyla (např. pudl toy). Obecně vzato, pracovní plemena vykazují větší schopnosti než plemena nepracovních skupin bez ohledu na jejich genetickou příbuznost s vlky. Nicméně, dle Gácsiové et al. (2009B) jsou i v rámci pracovních plemen rozdíly. Plemena šlechtěná na přímou spolupráci a vizuální kontakt s lidmi (například ovčácká plemena) vykazují daleko lepší reakce na ukazovací gesta než ostatní pracovní plemena (například lovecká).

Druhá hypotéza, „wolf remnant hypothesis,“ naznačuje vliv domestikace (Hare et al. 2002; Hare & Tomasello 2005). Dle této teorie se komunikační schopnosti psů vyvinuly v období raného rozdělení mezi vlky a psy, a proto plemena psů podobnější vlkům (tzv. starobylá plemena) mohou být méně zdatná v komunikaci s lidmi (Wobber et al. 2009; Smith & Litchfield 2010). Tato hypotéza byla podpořena několika studiemi, ve kterých studovanými subjekty byli vlci (Miklósi et al. 2003), divocí psi (Smith & Litchfield 2010) či zástupci primitivních plemen (Konno et al. 2016), která si intenzivní selekcí neprošla (Savolainen et al. 2002; Parker et al. 2004; von Holdt et al. 2010; Larson et al. 2012; Wang et al. 2013). Jedna z těchto studií zkoumala dva zástupce zdivočelých psů – dinga (*Canis dingo* Meyer, 1793) a dinga pralesního (*Canis hallstromi* Troughton, 1957), známého také pod jménem New Guinea singing dog (Smith & Litchfield 2010). Výsledky studie ukázaly,

že dingové vnímají a dobře reagují na ukazovací gesta, ale nedokážou reagovat na pohled člověka. K podobným závěrům došel také Konno et al. (2016) u primitivních plemen, která k člověku vysílala méně zrakových signálů než ostatní moderní plemena. Miklósi et al. (2003) ve své studii, kdy porovnával socializované vlky a psy, zjistil, že výkony vlků byly značně horší než výkony psů. Přichází s myšlenkou, že „gazing behavior“ má pravděpodobně genetické predispozice, a proto toto chování je těžké vyvolat i intenzivním učením během socializace. Passalacqua et al. (2011) se ve své studii rovněž přiklání k této hypotéze, nicméně nevyklučuje ani pozdější působení intenzivní selekce, jež pokračuje dodnes.

Kromě domestikace a selekce ovlivňují komunikační schopnosti psů i další faktory, mezi které patří vnější prostředí (Wynne et al. 2008) a interakce s lidmi během senzitivní periody (Udell & Wynne 2008; Wynne et al. 2008; Udell et al. 2010; Udell & Wynne 2010). Velmi důležitý je také trénink a pozitivní posilování (Bentosela et al. 2008; Protopopova et al. 2012), přičemž záleží na typu tréninku (D’Aniello et al. 2015). Psi trénovaní na agility navazují vizuální kontakt na delší dobu než psi trénovaní na záchranářské úkony (Marshall-Pescini et al. 2009). Svou roli hraje také každodenní kontakt s psovodem (D’Aniello et al. 2015), povahové rysy psa (Jakovcevic et al. 2012) a věk (Passalacqua et al. 2011) – dospělý pes se na člověka dívá déle než štěně staré 4,5 měsíce. Jak již bylo zmíněno, na komunikaci mezi psem a člověkem se podílí také síla jejich vztahu (D’Aniello et al. 2015). Silné pouto je definováno jako kvalitní vztah charakteristický společně tráveným časem, hrami, pravidelným krmením a dalšími aktivitami, které ho posilují (Horn et al. 2013). Z tohoto důvodu se psi v zájmových chovech dívají na člověka déle než volně žijící psi (Lazzaroni et al. 2020). Vliv pouta na komunikaci může být potvrzen i studií (Barrera et al. 2011), jež uvádí, že rodinní psi se na člověka dívají déle než kotcoví, kteří mají menší zkušenosti s interakcí s lidmi (D’Aniello & Scandurra 2016).

3.4.2 Oční kontakt jako strategie při řešení problému

Lidé se dívají na ostatní ve snaze pochopit, o čem druzí uvažují a co v danou chvíli pociťují (Bruce & Young 1998). Obdobně je takovéto chování vysvětlováno i u psů (Hare et al. 2002). Popsané chování umožňující sociální komunikaci (Bruce & Young 1998) se pravděpodobně vyvinulo během domestikace, jež umožnila interspecifickou komunikaci mezi člověkem a psem (Hare et al. 2002; Hare & Tomasello 2005). Psi reagují na různá lidská gesta (např. ukazování), která jim napomáhají k nalezení potravy (Soproni et al. 2002). Naopak i psi mohou člověka informovat o místě, kde je potrava schovaná, a to např. pomocí soustředěného pohledu na danou lokalitu nebo střídavých pohledů z místa na člověka (Miklósi et al. 2000). V úloze se dvěma možnostmi volby bylo zjištěno, že psi se raději spoléhají na lidská gesta než na zvukové signály (D’Aniello et al. 2016). To naznačuje, že vizuální signály jsou pro ně významnější.

Chování označované jako „looking back behavior“ je obvykle považováno za jednu ze strategií při řešení problému. Pes čelí nemožnému úkolu, který po několika neúspěšných pokusech vzdá a otočí se na člověka pro pomoc (Lazzaroni et al. 2020). „Looking back behavior“ bylo předmětem několika studií. Někteří autoři jako např. Quaranta et al. (2007), Marshall-Pescini et al. (2009), Hori et al. (2013), Persson et al. (2015), D’Aniello a Scandurra (2016), Konno et al. (2016), Piotti et al. (2017) došli k závěru, že „looking back behavior“ opravdu strategii představuje.

Avšak Lazzaroni et al. (2020) tohoto názoru nezastává a navrhuje, že chování „looking back behavior“ je pravděpodobně spojeno s vytrvalostí subjektu, s výrazností přítomného objektu a také s „posilovací“ historií. Cílem její studie bylo zjistit, zda „looking back behavior“ znamená strategii a zda zkušenost s lidskou pomocí má vliv na výskyt tohoto chování. Ve studii byly porovnávány dvě populace: psi v zájmovém chovu a volně žijící psi. Jmenované populace se mezi sebou liší zejména tím, jaké mají zkušenosti s přijímáním jídla od lidí. Byla použita

modifikovaná verze „klasického neřešitelného úkolu“, ve které byly subjekty vystaveny třem řešitelným a jedné neřešitelné zkoušce a byly testovány za čtyř různých situací: s přítomností výzkumníka, o samotě, s figurínou a s velkým kusem kartonu. Při neřešitelné zkoušce byl umístěn aparát, u kterého pes nikdy neviděl člověka, aby s ním hýbal, a nevytvořil si tak mezi nimi spojitost. Výsledky této studie ukazují, že „looking back behavior“ není strategií, tedy psi nežádají o pomoc během neřešitelného úkolu. Spíše psi řešení problému prostě vzdají a podívají se na nejvýraznější podnět v okolí. Pokud by „looking back behavior“ bylo sociální strategií, měli by se psi za přítomnosti člověka věnovat řešení méně než za jeho absence. Také by psi v zájmovém chovu měli mít výraznější výsledky než volně žijící psi, kteří nemají s pomocí od lidí zkušenost. Ale oproti očekávání měli psi v zájmovém chovu a volně žijící psi podobnou houževnatost při řešení úkolu a nebyly zde ani velké rozdíly v latenci „looking back behavior“ na člověka. Volně žijící psi i psi v zájmovém chovu měli podobnou vytrvalost při řešení nemožného úkolu během všech situací a se stejnou latencí se otáčeli na výzkumníka, figurínu i předmět. Psi v zájmovém chovu se dívali na člověka delší dobu než volně žijící psi, což může být odůvodněno tím, že psi v zájmovém chovu jsou k člověku více vázáni než volně žijící psi. Také autor Hall (2017) sdílí myšlenku, že „looking back behavior“ může být důsledkem vzdání úkolu a otočení se na nejvýraznější podnět v místnosti.

Miklósi a Topál (2013) ve své studii porovnávali rozdíly v chování „looking back behavior“ mezi psy a socializovanými vlky. Vlci, kteří byli odchováni lidmi, jsou pravděpodobně nejbližšími nedomestikovanými předky psů (Lindblad-Toh et al. 2005). Socializovaní vlci, kteří jsou odmala vychováni podobně jako psi, se mohou naučit reagovat na lidská gesta (Hare et al. 2002). Nicméně, v porovnání se psy si vedou hůře a také jsou mezi jednotlivci značné rozdíly. Dle Miklósiho et al. (2003) je dívání se na člověka zapříčiněno genetickými predispozicemi. Proto je těžké vyvolat „looking back behavior“ u vlků i přes to, že prošli intenzivní socializací.

Výsledky studie uvádí, že psi se na lidi podívali mnohem dříve a na delší dobu než vlci, kteří vytrvávali v pokusu získat odměnu (Miklósi & Topál 2013). Wagenmakers (2007) a Marshall-Pescini et al. (2017) říkají, že krátká latence v „looking back behavior“ u psů v porovnání s vlky může být kvůli nižší vytrvalosti psů (v interakci s podmětem při snaze získat odměnu). Nízký stupeň vytrvalosti u psů může být způsoben stupněm socializace, kterou psi zažívají každý den (Wagenmakers 2007). Dle Marshall-Pesciniové et al. (2017) je vytrvalost jedince nejlepší proměnnou vysvětlující rozdíly mezi vlky a psy, což naznačuje, že jejich rozdílné „looking back behavior“ neznamená strategii a neodráží vztah k člověku.

3.4.3 Konejšivé signály

Konejšivé signály lze chápat jako chování, které ukazuje mírumilovnost zvířete a které potlačuje, omezuje nebo ukončuje agresivní chování partnerů (Gattermann 2006; Mariti et al. 2014). Mezi konejšivé signály patří např. *zívání*, *chůze obloukem*, *zvednutí přední končetiny*, *olizování se*, *lehnutí si* či *odvrácení pohledu* (Pastore et al. 2011).

Psi podobné chování vykazují i v interspecifické komunikaci vůči lidem. Obecně se reakce psů na chování v interakcích mezi člověkem a psem liší v závislosti na genetice, socializaci s člověkem a zkušenostech s učením (Appleby et al. 2002; Svartberg 2005; Topál et al. 2005; Riedel et al. 2008; Topál et al. 2009).

Také vlci během vnitrodruhové komunikace mohou projevovat specifické chování, tzv. cut-off signály, které zastaví interakci i v situaci, kdy je interakce agresivní (Chance 1962; Fox 1969). Mezi chování, které spadá pod cut-off signály, se počítá např. *odvrácení pohledu*, *otočení hlavy*, *lehnutí na bok*, *zvednutí přední končetiny* a *močení*.

3.4.3.1 Konejšivé signály u psů

Na rozdíl od vlků vykazují psi podstatné rozdíly v intraspecifickém sociálním chování (Bradshaw et al. 2009), zejména pokud jde o agresivní situace (Fatjó et al. 2007). Většina psích plemen má vyšší práh agresivity než vlci (Scott 1950). Psi totiž žijí v lidském prostředí a setkávají se s mnoha dalšími zvířaty, ať už vlastního či jiného druhu, známými i neznámými (Shyan et al. 2003). Život v takovémto prostředí vedl k nízké pravděpodobnosti zjevné agrese. Příčinou byla snaha vyhnout se možným následkům agresivních interakcí, kterými mohou být např. zranění a snížená kondice. Je proto pravděpodobné, že se u psů vyvinuly signály, které jsou účinné pro snižování agrese (Mariti et al. 2017).

Přítomnost vizuálních signálů, které zvyšují vzdálenost mezi jedinci a zabraňují otevřené agresi, u psů předpokládali Beaver (1982) a Shepherd (2009). Odlišný názor zastává Hasson (2009), dle něž konejšivé signály pouze zdůrazňují mírové záměry. Obecně je nepovažuje za ty, které by brzdily, snižovaly nebo zastavovaly agresivní chování. Říká, že se vyskytují pouze tehdy, když signál zapadá do kontextu a je relevantní - např. u situací, kdy boj může vést ke společenské hierarchii či jinému sociálnímu pravidlu, které brání zranění nebo smrti. Také dřívější názory říkají, že důkaz jakéhokoli skutečného uklidňujícího účinku je vzácný (Wosegien & Lamprecht 1989). Nicméně výsledky dvou nedávných studií naznačují, že konejšivé signály mají obecnou funkci signalizovat nejistotu, potenciaální riziko a možnost změnit směr interakce v očekávání dalších informací (Firnkes et al. 2017; Mariti et al. 2017).

3.4.3.2 Konejšivé signály, které psi používají během komunikace s lidmi (Firnkes et al. 2017)

Firnkes et al. (2017) rozšířila údaje o typech konejšivých signálů. Konkrétně zkoumala dva signály, *odvracení pohledu* a *olizování se*. Tyto signály projevují psi zejména během setkání s neznámými lidmi. Testování probíhalo během standardizovaného behaviorálního testu, kdy se noví lidé chovali ke psům neutrálním, přátelským, nebo zastrašujícím způsobem. Bylo zjištěno, že oba tyto signály (*odvracení pohledu* a *olizování se*) vydávali psi častěji v zastrašujících situacích. Pokud byla situace příliš vyhrocená, psi konejšivé signály používali méně. Pravděpodobně proto, že je-li hrozba příliš velká, psi raději volí jiné strategie, jimiž mohou být např. útěk nebo čistě submisivní chování. Konejšivé signály se pro takové chvíle stávají bezúčelnými a zbytečnými.

Konejšivý signál *olizování se* byl pozorován zejména po konfliktních situacích, a proto byl interpretován jako projev usmíření (Firnkes et al. 2017), což již bylo u psů prokázáno (Cools et al. 2008). Výsledky studie dále ukázaly, že tento signál se objevoval, jak během samostatné ohrožující situace, tak i po ní při přátelském kontaktu s testovanou osobou (Firnkes et al. 2017). Tento kombinovaný výskyt naznačuje společný význam, který by odpovídal definici konejšivého signálu, tedy že konejšivý signál je signálem vyslaným předem k vyjádření mírumilovných úmyslů a předcházení případným konfliktům. S podobnou myšlenkou přišel také Gattermann (2006), který *olizování se* interpretoval jako konejšivý signál ke zmírnění agresivního chování druhého jedince.

Oliznutí obličeje je běžnou součástí pozdravu mezi psem a člověkem (Firnkes et al. 2017). Tento akt byl pozorován významně častěji při aktivním podřízení se (= přátelský kontakt se submisivními signály) než při sociopozitivním kontaktu. Z tohoto důvodu může olizování obličeje hrát stejnou roli jako v intraspecifické komunikaci. Tedy jako konejšivý signál, který se objevuje při snížené vzdálenosti mezi jedinci a je předem vyslán k vyjádření mírových záměrů.

Obecně je velmi důležité zohlednit kontext pro určení významu chování (Firnkes et al. 2017). Samotný signál *olizování se* lze zasadit do vícero situací. Např. olizování tlamy může

znamenat souvislost s příjmem potravy. U některých psů může být olizování tlamy spojeno s úzkostí, bolestí nebo žaludečními potížemi.

3.4.3.3 Analýza intraspecifické vizuální komunikace u domácího psa (*Canis familiaris*) (Mariti et al. 2017)

Cílem studie bylo potvrdit, zda konejšivé signály mají komunikační a uklidňující funkci, tedy že snižují agresivní projev u druhého psa (Mariti et al. 2017). Během výzkumu byly pozorovány dvojice psů, u nichž bylo analyzováno jejich chování. U odesílatele bylo hodnoceno jeho chování během čtyř různých situací – se známým psem, neznámým psem, známou fenou a neznámou fenou. Celkem bylo pozorováno 2 130 konejšivých signálů. U příjemců byly analyzovány tendence a projevy agresivního chování (kousání, chňapání, vrčení a agresivní štěkání = štěkání spolu s výpadem, nabíháním nebo upřeným pohledem). Celkem bylo zaznamenáno 109 epizod. Projev agrese nikdy nenásledoval po vyslání konejšivého signálu. Některé konejšivé signály byly vyslány častěji než jiné. Jednalo se např. o *otočení hlavy*, *olizování se*, *ztuhnutí* či *odvrácení se*. Je možné, že tyto konkrétní signály mohou snižovat agresivní projev, který už byl spuštěn. Nicméně, k potvrzení je třeba provést další výzkum. Vyskytly se i situace, ve kterých se odesílatel pro přijetí agresivního signálu vzdálil, čímž zvětšil vzdálenost mezi ním a druhým psem, což vedlo k deescalaci agresivního střetu. Přestože má toto chování stejnou funkci jako konejšivé signály, není mezi ně zahrnuto.

V 67 % případů projevil odesílatel minimálně jeden konejšivý signál poté, co se příjemce zachoval agresivně. Pokud byl konejšivý signál vyslán po agresivním projevu příjemce, v 79,4 % případů došlo k deescalaci agresivních projevů u příjemce. Statisticky bylo méně pravděpodobné, že se intenzita agresivního chování zvýšila (5,5 %) nebo se nezměnila (15,1 %). Tyto výsledky mohou potvrdit, že konejšivé signály mohou mít skutečně uklidňující funkci a mohou sloužit jako prevence agresivního chování. Statisticky bylo pravděpodobnější, že konejšivý signál byl vyslán při interakci. Z toho vyplývá, že konejšivé signály mají komunikační funkci a jsou signálem.

Dle statistické analýzy bylo při setkání dvou neznámých psů vysláno více konejšivých signálů než během interakce známých psů. Byly to zejména signály *otočení hlavy*, *olizování se*, *ztuhnutí*, *zmenšení se* a *zvednutí přední končetiny* (Mariti et al. 2017). Také Pullen et al. (2013) pozorovala, že psi mají vyšší počet intraspecifických interakcí v prvních třech minutách po odepnutí z vodítka. Pokud jsou psi neznámí, je počet interakcí v tomto časovém období vyšší a doba kontaktu delší. Naopak, při setkání známých jedinců bylo nejčastějším signálem *olizování tlamy druhého psa* (Mariti et al. 2017). Takovéto chování vystavuje zvíře určitému riziku, proto je k jeho provedení nutná důvěra.

3.4.3.4 Konejšivé signály jako známky stresu

Konejšivé signály, např. *zívání*, *odvrácení pohledu*, *otočení hlavy*, *olizování se*, *zvednutí přední končetiny*, *ztuhnutí* a *zmenšení se*, uvádí někteří autoři jako možné známky stresu (Beerda et al. 1997; Beerda et al. 1998; Schilder & van der Borg 2004; Tod et al. 2005; Rooney et al. 2009; Mariti et al. 2012). Je pravděpodobné, že vystresovaní psi sdělují svůj stav ostatním psům, a ti pak na základě těchto informací zmírňují projevy svého chování (Mariti et al. 2017). Hypotézu, že při setkání s neznámými psy bylo přítomno více napětí, podporuje vyšší počet agresivních epizod pozorovaných při takovýchto setkáních během výzkumu. Uvedené signály se často používají jako indikátory stresu nebo úzkosti (Tuber et al. 1996; Beerda et al. 1998; Pastore et al. 2011). Obecně vzato vedou ohrožující situace ke zvýšení stresu. Ale vzhledem

k tomu, že frekvence zkoumaných signálů klesala s rostoucím ohrožením, nemusí vždy absence těchto signálů znamenat, že pes není vystaven stresu (Firnkes et al. 2017).

Kuhne et al. (2014) testovala hypotézu, zda jsou konejšivé signály v souladu s předpokládaným směrem fyziologických reakcí. Aby se dalo určit, jestli konejšivý signál funguje, je potřeba stanovit změny v chování a odpovědi, které jsou v souladu s předpokládanými fyziologickými reakcemi (Overall 2017). Kuhne et al. (2014) rozdělila reakce psů do tří kategorií:

- přeměřované chování (př. očichávání a olizování podlahy, hra s neživými předměty)
- přemísťovací činnost (zívání, protahování)
- konejšivá gesta (olizování se, zvednutí přední končetiny, ztuhnutí, vzdálení se).

Behaviorální data byla analyzována spolu s údaji o srdeční odezvě (srdeční frekvence + variabilita srdeční frekvence). Pohazení po hlavě, po rameni a po tlapách vedlo k častějšímu projevu konejšivých gest a přeměřovaného chování. Hlazení a držení psů v oblasti hlavy (krk, čenich, obojek) vedlo ke zvýšení standardní odchylky intervalů RR. Psi, se kterými je takto manipulováno, se mohou cítit uvězněni a bez možnosti úniku.

Konejšivá gesta, mezi něž patřily *zvednutí přední končetiny, odvracení pohledu, vzdálení se a olizování se*, pozitivně korelovala se srdeční frekvencí, což také může být způsobeno motorickou aktivitou těchto signálů.

Bylo zjištěno, že čím nižší je vagální tonus a sympatovagální rovnováha, tím častější jsou konejšivá gesta. Snížený vagální tonus a sympatovagální rovnováha jsou považovány za ukazatele stresu.

Psi jsou velmi citliví na lidské chování (Miklósi et al. 2000; Hare et al. 2010; Udell & Wynne 2010) a umějí rozpoznat přátelské nebo zstrašující/ohrožující chování (Vas et al. 2005; Vas et al. 2008; Györi et al. 2010; Miklósi 2015). Kuhne et al. (2012B) uvedla, že psi, které hladí známá osoba, vykazují více konejšivých signálů a sociopozitivního přístupu než psi, které hladí neznámá osoba. Pro vztah mezi člověkem a psem a pro prevenci problémů s welfare je nesmírně důležité, aby majitel takové chování, zahrnující zejména signály stresu a konejšivé signály, rozpoznal a správně interpretoval (Mariti et al. 2012). Pochopení mezidruhové signalizace je důležité, protože lidé jsou hlavními sociálními partnery domácích psů (Firnkes et al. 2017). Mariti et al. (2012) zjistila, že jemné známky chování, které se projevují v ranějších fázích emočního vzrušení (Kerswell et al. 2009), často zůstávají nepovšimnuty a mohou být majiteli špatně interpretovány. Majitelé mají tendence se zaměřovat na vokalizaci a na hrubé pohyby těla. Jemnější signály mohou být zamaskovány morfologickými znaky psa. Veterinární lékaři a veterinární behavioristé (Mariti et al. 2015) by měli být nápomocní a majitelům vysvětlit jemnější signály a indikátory stresu u psa (Mariti et al. 2012).

3.5 Rozdíly ve zrakovém vnímání u psů a lidí

V tabulce 1 jsou shrnuty základní rozdíly ve vizuálním vnímání u psů a lidí.

Tab. 1 Rozdíly ve zrakovém vnímání u psů a lidí

	Pes	Člověk
Rodopsin – maximální citlivost na světlo vlnových délek	506-510 nm (Parkes et al. 1982; Kemp & Jacobson 1992; Jacobs et al. 1993)	492 nm (Kraft et al. 1993)
Přítomnost <i>tapetum lucidum</i>	ano (Ollivier et al. 2004)	ne (Ollivier et al. 2004)
Diskriminace jasu (Weberova frakce)	0,10 a 0,12 (Stone 1921) 0,22 a 0,27 (Pretterer et al. 2004)	0,11 (Griebel & Schmid 1997)
Velikost zorného pole	250° (Walls 1963) 240° (Sherman & Wilson 1975)	180° (Walls 1963)
Velikost binokulárního pole	30-60° (Sherman & Wilson 1975) 35-40° (Peichl 1992) 80-116° (Duke-Elder 1958; Walls 1963)	140° (Walls 1963)
Počet nervových vláken ve zrakovém nervu	167 000 (Arey & Gore 1942; Potts et al. 1972)	1 200 000 (Arey & Gore 1942; Potts et al. 1972)
Hodnota zrakové ostrosti za světla	20/95 (Neuhaus & Regenfuss 1967) 20/50 (Odom et al. 1983) 20/85-20/65 (Murphy et al. 1997) 5,5-19,5 c/st (Lind et al. 2017)	50 c/st (Russ 2006) 60 c/st (Campbell & Green 1965) 32,1-44,2 c/st (Lind et al. 2017)
Hodnota zrakové ostrosti za šera	1,8-3,5 c/st (Lind et al. 2017)	5,9-9,9 c/st (Lind et al. 2017)
Schopnost rozlišit tvary lišící se v průměru	o 20-10 % (Byosiere et al. 2018)	o 20 % (Schmitt et al. 2013)
Vidění	dichromatické (Neitz et al. 1989; Jacobs et al. 1993)	trichromatické

4 Závěr

Cílem bakalářské práce bylo sjednotit základní poznatky o vizuální komunikaci psů z dostupných odborných zdrojů.

V práci byly porovnávány zrakové rozdíly u psů a lidí. Mnoho studií, které zahrnovaly vizuální úkoly pro psy, vzniklo za použití metod, které byly dříve úspěšně použity při testování s primáty a lidmi (Pongrácz et al. 2017). Vzhledem k tomu, že ve vizuálním vnímání lidí a psů existují rozdíly, mohou být takové výsledky zkreslené (Miller & Murphy 1995). V porovnání s lidským zrakovým systémem člověka lze vidění psa považovat za horší v ohledech jako je míra binokulárního pole, vnímání barev, akomodační rozsah a zraková ostrost. V jiných ohledech, jako je např. schopnost zraku fungovat za šera, velikost zorného pole, schopnost rozlišovat odstíny šedi, je psí zrak lepší než lidský. Pongrácz et al. (2017) apeluje na vědeckou komunitu, aby při výzkumech zaměřených na vizuální vnímání psů pracovala s podněty, které budou odpovídat zrakovým schopnostem psa.

Vidění psa je také ovlivněno meziplemennými rozdíly. Podle Byosiere et al. (2018) morfologické rozdíly jako jsou délka nosu, umístění očí, výška a velikost těla mohou omezovat nebo zlepšovat schopnost vizuálního vnímání okolí. Neznamená to ale, že by morfologické rozdíly přímo ovlivňovaly kognitivní schopnosti. Byosiere pokládá za nezbytné, aby budoucí výzkum přesněji určil zrakové schopnosti psů. Obecně je velmi potřebné posoudit základní zrakové schopnosti u širšího spektra psů. Ačkoliv jsou k dispozici základní poznatky o psím zrakovém systému, vzhledem k malým velikostem vzorků nebo použitého omezeného počtu plemen nelze říct, že jsou dosavadní zjištění reprezentativní pro všechna plemena.

Pro psy, jako pro všechna společenská zvířata, je komunikace nezbytnou součástí života (Cools et al. 2008). Pomocí široké škály signálů se psi dorozumívají s konspicivními jedinci i s jedinci jiného druhu, např. s lidmi. Komunikační schopnosti psa jsou ovlivněny mnoha faktory. Kromě domestikace a selekce mezi ně patří vnější prostředí (Wynne et al. 2008), interakce s lidmi během senzitivní periody (Udell & Wynne 2008; Wynne et al. 2008; Udell et al. 2010; Udell & Wynne 2010), každodenní kontakt s psovodem a síla jejich vztahu (D'Aniello et al. 2015), povaha psa (Jakovcevic et al. 2012), věk (Passalacqua et al. 2011), trénink a pozitivní posilování (Bentosela et al. 2008; Protopopova et al. 2012). Důležitou roli hraje i typ tréninku (D'Aniello et al. 2015). Psi trénovaní na agility navazují oční kontakt na delší dobu než psi trénovaní na záchranářské úkony (Marshall-Pescini et al. 2009).

Přestože psi reagují na informativní povahu ostenzivně-referenčních signálů, mohou lidská gesta interpretovat spíše jako příkaz, než aby je chápali jako komunikační záměr sdílet informace (Kaminski & Nitzschner 2013; Miklósi & Topál 2013). Tato hypotéza je podpořena vyšší ochotou psů řídit se signály majitele než cizí osoby a sledovat lidská gesta při hledání potravy, přestože jsou čichové informace o její poloze rozporuplné (Elgier et al. 2009).

Obdobně jako u vlků najdeme cut-off signály (Chance 1962; Fox 1969), můžeme u psů pozorovat tzv. konejšivé signály – zívání, chůzi obloukem, zvednutí přední končetiny, olizování se, lehnutí si či odvrácení pohledu (Pastore et al. 2011). Psi toto chování projevují i vůči svým lidským společníkům, cítí-li se nepříjemně. Mariti et al. (2012) zjistila, že jemné známky chování, které se projevují v ranějších fázích emočního vzrušení (Kerswell et al. 2009), často zůstávají nepovšimnuty a mohou být majiteli špatně interpretovány. Majitelé mají tendence se spíše zaměřovat na hrubé pohyby těla než na jemné signály (Mariti et al. 2012). Navíc jemné signály mohou být mnohdy zamaskovány morfologickými znaky psa. Mariti et al. (2015) nabádá veterinární lékaře a behavioristy, aby pomáhali majitelům se správnou interpretací konejšivých signálů (Mariti et al. 2012).

5 Bibliografie

- Agnetta B, Hare B, Tomasello M. 2000. Cues to Food Location that Domestic Dogs (*Canis familiaris*) of Different Ages Do and Do Not Use. *Animal Cognition* **3**:107-112.
- Aguirre G, Rubin L. 1975. The Electroretinogram in Dogs with Inherited Cone Degeneration. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* **14**:840-847.
- Aguirre G. 1978. Retinal Degenerations in the Dog. I. Rod Dysplasia. *Experimental Eye Research* **26**:233-253.
- Albuquerque N, Guo K, Wilkinson A, Savalli C, Otta E, Mills D. 2016. Dogs Recognize Dog and Human Emotions. *Biology Letters* **12** (e20150883) DOI: 10.1098/rsbl.2015.0883.
- Appleby D, Bradshaw J, Casey R. 2002. Relationship between Aggressive and Avoidance Behaviour by Dogs and Their Experience in the First Six Months of Life. *Veterinary Record* **150**:434-438.
- Araujo J, Chan A, Winka L, Seymour P, Milgram N. 2004. Dose-Specific Effects of Scopolamine on Canine Cognition: Impairment of Visuospatial Memory, but Not Visuospatial Discrimination. *Psychopharmacology* **175**:92-98
- Arey L, Gore M. 1942. The Numerical Relationship between the Ganglion Cells of the Retina and the Fibers in the Optic Nerve of the Dog. *The Journal of Comparative Neurology* **76**:609-617.
- Barrera G, Mustaca A, Bentosela M. 2011. Communication between Domestic Dogs and Humans: Effects of Shelter Housing upon the Gaze to the Human. *Animal Cognition* **14**:727-734.
- Beaver B. 1982. Distance-Increasing Postures of Dogs. *Veterinary Medicine & Small Animal Clinician* **77**:1023–1024.
- Beerda B, Schilder M, van Hooff J, de Vries H. 1997. Manifestations of Chronic and Acute Stress in Dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **52**:307-319.
- Beerda B, Schilder M, van Hooff J, de Vries H, Mol J. 1998. Behavioural, Saliva Cortisol and Heart Rate Responses to Different Types of Stimuli in Dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **58**:365-381.
- Bekoff M. 1979. Scent-marking by Free-Ranging Domestic Dogs. *Biology of Behaviour* **4**:123-139.
- Beltran W et al. 2014. Canine Retina Has a Primate Fovea-Like Bouquet of Cone Photoreceptors Which Is Affected by Inherited Macular Degenerations. *PLOS ONE* **9** (e90390) DOI: 10.1371/journal.pone.0090390.
- Bentosela M, Barrera G, Jakovcevic A, Elgier A, Mustaca A. 2008. Effect of Reinforcement, Reinforcer Omission and Extinction on a Communicative Response in Domestic Dogs (*Canis familiaris*). *Behavioural Processes* **78**:464-469.

- Bishop P. 1987. Binocular Vision. Pages 619-689 in Adler FH, Moses RA, Hart WM, editors. *Adler's Physiology of the Eye: Clinical Application*. CV Mosby, St Louis.
- Blackshaw J. 1985. Human and Animal Inter-Relationships. Review Series: 3. Normal Behaviour Patterns of Dogs. Part 1. *Australian Veterinary Practitioner* **15**:110–112.
- Bradshaw J, Nott H. 1995. Social and Communication Behaviour of Companion Dog. Pages 115–130 in Serpell J, editor. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bradshaw J, Goodwin D, Lea A, Whitehead S. 1996. A Survey of the Behavioural Characteristics of Pure-Bred Dogs in the United Kingdom. *Veterinary Record* **138**:465-468.
- Bradshaw J, Blackwell E, Casey R. 2009. Dominance in Domestic Dogs—Useful Construct or Bad Habit? *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **4**:135-144.
- Bradshaw J, Rooney N. 2016. Dog Social Behavior and Communication. Pages 133-159 in Serpell J, editor. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bruce V, Young A. 1998. *In the Eye of the Beholder: The Science of Face Perception*. Oxford University Press, Oxford.
- Burman O, McGowan R, Mendl M, Norling Y, Paul E, Rehn T, Keeling L. 2011. Using Judgement Bias to Measure Positive Affective State in Dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **132**:160-168.
- Burns M, Bellhorn R, Impellizzeri C, Aguirre G, Laties A. 1988. Development of Hereditary Tapetal Degeneration in the Beagle Dog. *Current Eye Research* **7**:103-114.
- Buxton D, Goodman D. 1967. Motor Function and the Corticospinal Tracts in the Dog and Raccoon. *The Journal of Comparative Neurology* **129**:341-360.
- Byosiere S, Feng L, Woodhead J, Rutter N, Chouinard P, Howell T, Bennett P. 2017A. Visual Perception in Domestic Dogs: Susceptibility to the Ebbinghaus–Titchener and Delboeuf Illusions. *Animal Cognition* **20**:435-448.
- Byosiere S, Feng L, Chouinard P, Howell T, Bennett P. 2017B. Relational Concept Learning in Domestic Dogs: Performance on a Two-Choice Size Discrimination Task Generalises to Novel Stimuli. *Behavioural Processes* **145**:93-101.
- Byosiere S, Chouinard P, Howell T, Bennett P. 2018. What Do Dogs (*Canis familiaris*) See? A Review of Vision in Dogs and Implications for Cognition Research. *Psychonomic Bulletin & Review* **25**:1798-1813.
- Cafazzo S, Natoli E, Valsecchi P, Herberstein M. 2012. Scent-Marking Behaviour in a Pack of Free-Ranging Domestic Dogs. *Ethology* **118**:955-966.
- Campbell F, Green D. 1965. Optical and Retinal Factors Affecting Visual Resolution. *The Journal of Physiology* **181**:576-593.

- Carazo P, Font E. 2010. Putting Information Back into Biological Communication. *Journal of Evolutionary Biology* **23**:661-669.
- Cools A, Van Hout A, Nelissen M. 2008. Canine Reconciliation and Third-Party-Initiated Postconflict Affiliation: Do Peacemaking Social Mechanisms in Dogs Rival Those of Higher Primates?. *Ethology* **114**:53-63.
- Craik K. 1938. The Effect of Adaptation on Differential Brightness Discrimination. *The Journal of Physiology* **92**:406-421.
- Csányi V. 2000. The 'Human Behaviour Complex' and the Compulsion of Communication: Key Factors of Human Evolution. *Semiotica* **128**: 45-60
- D'Aniello B, Scandurra A, Prato-Previde E, Valsecchi P. 2015. Gazing toward Humans: A Study on Water Rescue Dogs Using the Impossible Task Paradigm. *Behavioural Processes* **110**:68-73.
- D'Aniello B, Scandurra A. 2016. Ontogenetic Effects on Gazing Behaviour: A Case Study of Kennel Dogs (Labrador Retrievers) in the Impossible Task Paradigm. *Animal Cognition* **19**:565-570.
- D'Aniello B, Scandurra A, Alterisio A, Valsecchi P, Prato-Previde E. 2016. The Importance of Gestural Communication: A Study of Human–Dog Communication Using Incongruent Information. *Animal Cognition* **19**:1231-1235.
- Dawkins R, Krebs JR. 1978. Animal Signals: Information or Manipulation. Pages 282-309 in Krebs JR, Davies NB, editors. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Douglas R, Jeffery G. 2014. The Spectral Transmission of Ocular Media Suggests Ultraviolet Sensitivity Is Widespread Among Mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281** (e20132995) DOI: 10.1098/rspb.2013.2995
- Duke-Elder S. 1958. *System of Ophthalmology*. Mosby, St. Louis.
- Eberhard W. 1977. Aggressive Chemical Mimicry by a Bolas Spider. *Science* **198**:1173-1175.
- Elgier A, Jakovcevic A, Barrera G, Mustaca A, Bentosela M. 2009. Communication between Domestic Dogs (*Canis familiaris*) and Humans: Dogs Are Good Learners. *Behavioural Processes* **81**:402-408.
- Evans H, de Lahunta A. 2013. *Miller's Anatomy of the Dog*. Elsevier, St. Louis.
- Faragó T, Pongrácz P, Miklósi Á, Huber L, Virányi Z, Range F, Giurfa M. 2010A. Dogs' Expectation about Signalers' Body Size by Virtue of Their Growls. *PLOS ONE* **5** (e15175) DOI: 10.1371/journal.pone.0015175
- Faragó T, Pongrácz P, Range F, Virányi Z, Miklósi Á. 2010B. 'The Bone Is Mine': Affective And Referential Aspects of Dog Growls. *Animal Behaviour* **79**:917-925.

- Fatjó J, Feddersen-Petersen D, Ruiz de la Torre J, Amat M, Mets M, Braus B, Manteca X. 2007. Ambivalent Signals during Agonistic Interactions in a Captive Wolf Pack. *Applied Animal Behaviour Science* **105**:274-283.
- Feddersen-Petersen D. 1991. The Ontogeny of Social Play and Agonistic Behaviour in Selected Canid Species. *Bonner zoologische Beiträge* **42**:97-114.
- Feddersen-Petersen D. 2000. Vocalization of European Wolves (*Canis lupus lupus* l.) and Various Dog Breeds (*Canis lupus f. fam.*). *Archives Animal Breeding* **43**:387-398.
- Feng L, Chouinard P, Howell T, Bennett P. 2017. Why Do Animals Differ in Their Susceptibility to Geometrical Illusions? *Psychonomic Bulletin & Review* **24**:262-276.
- Firnkes A, Bartels A, Bidoli E, Erhard M. 2017. Appeasement Signals Used by Dogs during Dog–Human Communication. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **19**:35-44.
- Floyd N, Young J. 2020. Testing Coyotes in an Object Choice Task Following a Human Gesture. *Ethology Ecology & Evolution* **33**:394-405.
- Fox M. 1969. The Anatomy of Aggression and Its Ritualization in Canidae: A Developmental and Comparative study. *Behaviour* **35**:242–258.
- Fox M. 1970. A Comparative Study of the Development of Facial Expressions in Canids; Wolf, Coyote and Foxes. *Behaviour* **36**:49-73.
- Frank H. 2011. Wolves, Dogs, Rearing and Reinforcement: Complex Interactions Underlying Species Differences in Training and Problem-Solving Performance. *Behavior Genetics* **41**:830-839.
- Gácsi M, Gyoöri B, Virányi Z, Kubinyi E, Range F, Belényi B, Miklósi Á, Allen C. 2009A. Explaining Dog Wolf Differences in Utilizing Human Pointing Gestures: Selection for Synergistic Shifts in the Development of Some Social Skills. *PLOS ONE* **4** (e6584) DOI: 10.1371/journal.pone.0006584
- Gácsi M, McGreevy P, Kara E, Miklósi Á. 2009B. Effects of Selection for Cooperation and Attention in Dogs. *Behavioral and Brain Functions* **5**:31–38.
- Gattermann R. 2006. *Wörterbuch zur Verhaltensbiologie*. Elsevier, Munich.
- Gaunet F. 2008. How Do Guide Dogs of Blind Owners and Pet Dogs of Sighted Owners (*Canis familiaris*) Ask Their Owners for Food? *Animal Cognition* **11**:475-483.
- Gaunet F. 2010. How Do Guide Dogs and Pet Dogs (*Canis familiaris*) Ask Their Owners for Their Toy and for Playing? *Animal Cognition* **13**:311-323.
- Goodwin D, Bradshaw J, Wickens S. 1997. Paedomorphosis Affects Agonistic Visual Signals of Domestic Dogs. *Animal Behaviour* **53**:297-304.

- Granar M, Nilsson B, Hamberg-Nyström H. 2011. Normal Color Variations of the Canine Ocular Fundus, a Retrospective Study in Swedish Dogs. *Acta Veterinaria Scandinavica* **53** (e13) DOI: 10.1186/1751-0147-53-13
- Griebel U, Schmid A. 1997. Brightness Discrimination Ability in the West Indian Manatee (*Trichechus manatus*). *Journal of Experimental Biology* **200**:1587-1592.
- Györi B, Gácsi M, Miklósi Á. 2010. Friend or Foe: Context Dependent Sensitivity to Human Behaviour in Dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **128**:69-77.
- Hall N. 2017. Persistence and Resistance to Extinction in the Domestic Dog: Basic Research and Applications to Canine Training. *Behavioural Processes* **141**:67-74.
- Hare B, Brown M, Williamson C, Tomasello M. 2002. The Domestication of Social Cognition in Dogs. *Science* **298**:1634-1636.
- Hare B, Tomasello M. 2005. Human-Like Social Skills In Dogs? *Trends in Cognitive Sciences* **9**:439-444.
- Hare B, Rosati A, Kaminski J, Bräuer J, Call J, Tomasello M. 2010. The Domestication Hypothesis for Dogs' Skills with Human Communication: A Response to Udell et al. (2008) and Wynne et al. (2008). *Animal Behaviour* **79**:1-6.
- Harrington F, Asa C. 2003. Wolf Communication. Pages 66-103 in Mech LD, Boitani L, editors. *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hart B, Hart L. 1985. *Canine and Feline Behavioral Therapy*. Lea & Febiger, Philadelphia.
- Hasegawa M, Ohtani N, Ohta M. 2014. Dogs' Body Language Relevant to Learning Achievement. *Animals* **4**:45-58.
- Hasson O. 1994. Cheating Signals. *Journal of Theoretical Biology* **167**:223-238.
- Hasson O. 2009. Emotional Tears as Biological Signals. *Evolutionary Psychology* **7**:363-370.
- Healy K, McNally L, Ruxton G, Cooper N, Jackson A. 2013. Metabolic Rate and Body Size Are Linked with Perception of Temporal Information. *Animal Behaviour* **86**:685-696.
- Hebel R. 1971. *Entwicklung und Struktur der Retina und des Tapetum lucidum des Hundes*. Springer, Berlin.
- Hebel R. 1976. Distribution of Retinal Ganglion Cells in 5 Mammalian Species (Pig, Sheep, Ox, Horse, Dog). *Anatomy and Embryology* **150**:45-51.
- Hori Y, Kishi H, Inoue-Murayama M, Fujita K. 2013. Dopamine Receptor D4 Gene (DRD4) Is Associated with Gazing Toward Humans in Domestic Dogs (*Canis familiaris*). *Open Journal of Animal Sciences* **3**:54.
- Horn L, Range F, Huber L. 2013. Dogs' Attention towards Humans Depends on Their Relationship, Not Only on Social Familiarity. *Animal Cognition* **16**:435-443.

- Huppert F, Baylis N, Keverne B, Davidson R. 2004. Well-being and Affective Style: Neural Substrates and Biobehavioural Correlates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**:1395-1411.
- Chance M. 1962. An Interpretation of Some Agonistic Postures: The Role of "Cut-Off" Acts and Postures. *Symposium of the Zoological Society of London* **8**:71-89.
- Jacobs G. 1983. Colour Vision in Animals. *Endeavour* **7**:137-140.
- Jacobs G, Deegan J, Crognale M, Fenwick J. 1993. Photopigments of Dogs and Foxes and Their Implications for Canid Vision. *Visual Neuroscience* **10**:173-180.
- Jakovcevic A, Mustaca A, Bentosela M. 2012. Do More Sociable Dogs Gaze Longer to the Human Face Than Less Sociable Ones? *Behavioural Processes* **90**:217-222.
- Kaminski J, Riedel J, Call J, Tomasello M. 2005. Domestic Goats, *Capra Hircus*, Follow Gaze Direction and Use Social Cues in an Object Choice Task. *Animal Behaviour* **69**:11-18.
- Kaminski J, Schulz L, Tomasello M. 2012. How Dogs Know When Communication Is Intended for Them. *Developmental Science* **15**:222-232.
- Kaminski J, Nitzschner M. 2013. Do Dogs Get the Point? A Review of Dog-Human Communication Ability. *Learning and Motivation* **44**:294-302.
- Kaminski J, Hynds J, Morris P, Waller B. 2017. Human Attention Affects Facial Expressions in Domestic Dogs. *Scientific Reports* **7** (e12914) DOI: 10.1038/s41598-017-12781-x.
- Karn W, Munn N. 1932. Visual Pattern Discrimination in the Dog. *The Journal of Genetic Psychology* **40**:363-374.
- Kasparson A, Badridze J, Maximov V. 2013. Colour cues proved to be more informative for dogs than brightness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280** (e20131356) DOI: 10.1098/rspb.2013.1356.
- Kemp C, Jacobson S. 1992. Rhodopsin Levels in the Central Retinas of Normal Miniature Poodles and Those with Progressive Rod-Cone Degeneration. *Experimental Eye Research* **54**:947-956.
- Kerswell K, Bennett P, Butler K, Hemsworth P. 2009. Self-Reported Comprehension Ratings of Dog Behaviour by Puppy Owners. *Anthrozoös* **22**:183-193.
- Keuster T, Lamoureux J, Kahn A. 2006. Epidemiology of Dog Bites: A Belgian Experience of Canine Behaviour and Public Health Concerns. *The Veterinary Journal* **172**:482-487.
- Knill D, Pouget A. 2004. The Bayesian Brain: the Role of Uncertainty in Neural Coding and Computation. *Trends in Neurosciences* **27**:712-719.
- Konno A, Romero T, Inoue-Murayama M, Saito A, Hasegawa T, Kaminski J. 2016. Dog Breed Differences in Visual Communication with Humans. *PLOS ONE* **11** (e0164760) DOI: 10.1371/journal.pone.0164760.

- Kostarczyk E, Fonberg E. 1982. Heart Rate Mechanisms in Instrumental Conditioning Reinforced by Petting in Dogs. *Physiology & Behavior* **28**:27-30.
- Kraft T, Schneeweis D, Schnapf J. 1993. Visual Transduction in Human Rod Photoreceptors. *The Journal of Physiology* **464**:747-765.
- Kubinyi E, Virányi Z, Miklósi Á. 2007. Comparative Social Cognition: From Wolf and Dog to Humans. *Comparative Cognition and Behavior Reviews* **2**:26–46.
- Kuhne F, Hössler J, Struwe R. 2012A. Affective Behavioural Responses by Dogs to Tactile Human-Dog Interactions. *Berliner und Munchener Tierärztliche Wochenschrift* **125**:371-378.
- Kuhne F, Hößler J, Struwe R. 2012B. Effects of Human–Dog Familiarity on Dogs’ Behavioural Responses to Petting. *Applied Animal Behaviour Science* **142**:176-181.
- Kuhne F, Hößler J, Struwe R. 2014. Behavioral and Cardiac Responses by Dogs to Physical Human–Dog Contact. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **9**:93-97.
- Lamb T, Collin S, Pugh E. 2007. Evolution of the Vertebrate Eye: Opsins, Photoreceptors, Retina and Eye Cup. *Nature Reviews Neuroscience* **8**:960-976.
- Land M, Nilsson D. 2002. *Animal Eyes*. Oxford University Press, Oxford.
- Landsberg G, Hunthause W, Ackerman L. 2013. *Behaviour Problems of the Dog and Cat*. Saunders Elsevier, St. Louis.
- Larson G et al. 2012. Rethinking Dog Domestication by Integrating Genetics, Archeology, and Biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**:8878-8883.
- Lazzaroni M, Marshall-Pescini S, Manzenreiter H, Gosch S, Přibilová L, Darc L, McGetrick J, Range F. 2020. Why Do Dogs Look Back at the Human in an Impossible Task? Looking Back Behaviour May Be Over-Interpreted. *Animal Cognition* **23**:427-441.
- Leavens D, Hopkins W. 1999. The Whole-Hand Point: The Structure and Function of Pointing from a Comparative Perspective. *Journal of Comparative Psychology* **113**:417-425.
- Lehner P. 1978. Coyote Communication. Pages 128-162 in Bekoff M, editor. *Coyotes: Biology, Behaviour, and Management*. Academic Press, San Diego.
- Lesiuk T, Braekevelt C. 1983. Fine Structure of the Canine Tapetum Lucidum. *Journal of Anatomy* **136**:157-164.
- Lindblad-Toh K et al. 2005. Genome Sequence, Comparative Analysis and Haplotype Structure of the Domestic Dog. *Nature* **438**:803-819.
- Lind O, Milton I, Andersson E, Jensen P, Roth L, Borges R. 2017. High Visual Acuity Revealed in Dogs. *PLOS ONE* **12** (e0188557) DOI: 10.1371/journal.pone.0188557.

Lisberg A, Snowdon C. 2009. The Effects of Sex, Gonadectomy and Status on Investigation Patterns of Unfamiliar Conspecific Urine in Domestic Dogs, *Canis Familiaris*. *Animal Behaviour* **77**:1147-1154.

Luescher A, Reisner I. 2008. Canine Aggression Toward Familiar People: A New Look at an Old Problem. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice* **38**:1107-1130.

Mariti C, Gazzano A, Moore J, Baragli P, Chelli L, Sighieri C. 2012. Perception of Dogs' Stress by Their Owners. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **7**:213-219.

Mariti C, Falaschi C, Zilocchi M, Carlone B, Gazzano A. 2014. Analysis of Calming Signals in Domestic Dogs: Are They Signals and Are They Calming? *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **9**:1-2.

Mariti C, Raspanti E, Zilocchi M, Carlone B, Gazzano A. 2015. The Assessment of Dog Welfare in the Waiting Room of a Veterinary Clinic. *Animal Welfare* **24**:299-305.

Mariti C, Falaschi C, Zilocchi M, Fatjó J, Sighieri C, Ogi A, Gazzano A. 2017. Analysis of the Intraspecific Visual Communication in the Domestic Dog (*Canis familiaris*): A Pilot Study on the Case of Calming Signals. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **18**:49-55.

Marshall-Pescini S, Passalacqua C, Barnard S, Valsecchi P, Prato-Previde E. 2009. Agility and Search and Rescue Training Differently Affects Pet Dogs' Behaviour in Socio-Cognitive Tasks. *Behavioural Processes* **81**:416-422.

Marshall-Pescini S, Rao A, Virányi Z, Range F. 2017. The Role of Domestication and Experience in 'Looking Back' towards Humans in an Unsolvable Task. *Scientific Reports* **7** (e 46636) DOI: 10.1038/srep46636.

Masland R, Martin P. 2007. The Unsolved Mystery of Vision. *Current Biology* **17**:577-582.

McGreevy P, Grassi T, Harman A. 2004. A Strong Correlation Exists between the Distribution of Retinal Ganglion Cells and Nose Length in the Dog. *Brain, Behavior and Evolution* **63**:13-22.

Mehrkam L, Wynne C. 2014. Behavioral Differences among Breeds of Domestic Dogs (*Canis lupus familiaris*): Current Status of the Science. *Applied Animal Behaviour Science* **155**:12-27.

Miklósi A, Polgárdi R, Topál J, Csányi V. 2000. Intentional Behaviour in Dog-Human Communication: An Experimental Analysis of "Showing" Behaviour in the Dog. *Animal Cognition* **3**:159-166.

Miklósi Á, Kubinyi E, Topál J, Gácsi M, Virányi Z, Csányi V. 2003. A Simple Reason for a Big Difference. *Current Biology* **13**:763-766.

Miklósi Á, Topál J, Csányi V. 2004. Comparative Social Cognition: What Can Dogs Teach Us? *Animal Behaviour* **67**:995-1004.

- Miklósi Á, Soproni K. 2006. A Comparative Analysis of Animals' Understanding of the Human Pointing Gesture. *Animal Cognition* **9**:81-93.
- Miklósi Á, Topál J. 2013. What Does It Take to Become 'Best Friends'? Evolutionary Changes in Canine Social Competence. *Trends in Cognitive Sciences* **17**:287-294.
- Miklósi Á. 2015. *Dog Behaviour, Evolution and Cognition*. Oxford University Press, Oxford.
- Miklósi Á. 2016. Dogs in Anthropogenic Environments: Society and Family. Pages 47–66 in Miklósi Á, editor. *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition*. University Press, Oxford.
- Milgram N, Head E, Weiner E, Thomas E. 1994. Cognitive Functions and Aging in the Dog: Acquisition of Nonspatial Visual Tasks. *Behavioral Neuroscience* **108**:57-68.
- Milgram N, Head E, Zicker S, Ikeda-Douglas C, Murphey H, Muggenberg B, Siwak C, Dwight Tapp P, Lowry S, Cotman C. 2004. Long-Term Treatment with Antioxidants and a Program of Behavioral Enrichment Reduces Age-Dependent Impairment in Discrimination and Reversal Learning in Beagle Dogs. *Experimental Gerontology* **39**:753-765.
- Miller P, Murphy C. 1995. Vision in Dogs. *Journal of the American Veterinary Medical Association* **207**:1623-1634.
- Molnár C, Kaplan F, Roy P, Pachet F, Pongrácz P, Dóka A, Miklósi Á. 2008. Classification of Dog Barks: A Machine Learning Approach. *Animal Cognition* **11**:389-400.
- Murphy C, Pollock R. 1993. The Eye. Pages 1009-1057 in Evans HE, editor. *Miller's anatomy of the dog*. WB Saunders Co, Philadelphia.
- Murphy C, Mutti D, Zadnik K, Ver Hoeve J. 1997. Effect of Optical Defocus on Visual Acuity in Dogs. *American Journal of Veterinary Research* **58**:414-418.
- Neitz J, Geist T, Jacobs G. 1989. Color Vision in the Dog. *Visual Neuroscience* **3**:119-125.
- Neuhaus W, Regenfuss E. 1967. Über die Sehscharfe des Haushundes bei verschiedenen Helligkeiten. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **57**:137-146.
- Nießner C, Denzau S, Malkemper E, Gross J, Burda H, Winklhofer M, Peichl L. 2016. Cryptochrome 1 in Retinal Cone Photoreceptors Suggests a Novel Functional Role in Mammals. *Scientific Reports* **6** (e21848) DOI: 10.1038/srep21848
- Nott H. 1992. Social Behaviour of the Dog. Pages 97-114 in Thorne C, editor. *The Waltham Book of Dog and Cat Behaviour*. Pergamon Press, Oxford.
- Odom J, Bromberg N, Dawson W. 1983. Canine Visual Acuity: Retinal and Cortical Field Potentials Evoked by Pattern Stimulation. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **245**:637-641.

Ollivier F, Samuelson D, Brooks D, Lewis P, Kallberg M, Komaromy A. 2004. Comparative Morphology of the Tapetum Lucidum (Among Selected Species). *Veterinary Ophthalmology* **7**:11-22.

Overall K. 2017. Appeasement, Calming Signals, and Information Capture: How Do Our Subjects Tell Us What Matters to Them? *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **19**:5-8.

Panksepp J. 1998. *Affective Neuroscience: The Foundations of Human and Animal Emotions*. Oxford University Press, New York.

Parker H, Kim L, Sutter N, Carlson S, Lorentzen T, Malek T, Johnson G, DeFrance H, Ostrander E, Kruglyak L. 2004. Genetic Structure of the Purebred Domestic Dog. *Science* **304**:1160-1164.

Parker H, Shearin A, Ostrander E. 2010. Man's Best Friend Becomes Biology's Best in Show: Genome Analyses in the Domestic Dog. *Annual Review of Genetics* **44**:309-336.

Parkes J, Aquirre G, Rockey J, Liebman P. 1982. Progressive Rod-Cone Degeneration in the Dog: Characterization of the Visual Pigment. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* **23**:674-678.

Passalacqua C, Marshall-Pescini S, Barnard S, Lakatos G, Valsecchi P, Prato Previde E. 2011. Human-Directed Gazing Behaviour in Puppies and Adult Dogs, *Canis Lupus Familiaris*. *Animal Behaviour* **82**:1043-1050.

Pastore C, Pirrone F, Balzarotti F, Faustini M, Pierantoni L, Albertini M. 2011. Evaluation of Physiological and Behavioral Stress-Dependent Parameters in Agility Dogs. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **6**:188-194.

Pause B. 2012. Processing of Body Odor Signals by the Human Brain. *Chemosensory Perception* **5**:55-63.

Peichl L. 1992. Topography of Ganglion Cells in the Dog and Wolf Retina. *The Journal of Comparative Neurology* **324**:603-620.

Penn D, Oberzaucher E, Grammer K, Fischer G, Soini H, Wiesler D, Novotny M, Dixon S, Xu Y, Brereton R. 2007. Individual and Gender Fingerprints in Human Body Odour. *Journal of The Royal Society Interface* **4**:331-340.

Persson M, Roth L, Johnsson M, Wright D, Jensen P. 2015. Human-Directed Social Behaviour in Dogs Shows Significant Heritability. *Genes, Brain and Behavior* **14**:337-344.

Péter A. 2019. Dog Vision. Available from <https://dog-vision.andraspeter.com/>.

Piotti P, Spooner R, Jim H, Kaminski J. 2017. Who to Ask for Help? Do Dogs Form an Opinion on Humans Based on Skilfulness? *Applied Animal Behaviour Science* **195**:93-102.

- Pongrácz P, Molnár C, Miklósi Á, Csányi V. 2005. Human Listeners Are Able to Classify Dog (*Canis familiaris*) Barks Recorded in Different Situations. *Journal of Comparative Psychology* **119**:136-144.
- Pongrácz P, Molnár C, Miklósi Á. 2010. Barking in Family Dogs: An Ethological Approach. *The Veterinary Journal* **183**:141-147.
- Pongrácz P, Ujvári V, Faragó T, Miklósi Á, Péter A. 2017. Do You See What I See? The Difference between Dog and Human Visual Perception May Affect the Outcome of Experiments. *Behavioural Processes* **140**:53-60.
- Potts A, Hodges D, Shelman C, Fritz K, Levy N, Mangnall Y. 1972. Morphology of the Primate Optic Nerve: Method and Total Fiber Count. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* **11**:980-988.
- Pretterer G, Bubna-Littitz H, Windischbauer G, Gabler C, Griebel U. 2004. Brightness Discrimination in the Dog. *Journal of Vision* **4**:241-249.
- Protopopova A, Gilmour A, Weiss R, Shen J, Wynne C. 2012. The Effects of Social Training and Other Factors on Adoption Success of Shelter Dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **142**:61-68.
- Pullen A, Merrill R, Bradshaw J. 2013. The Effect of Familiarity on Behaviour of Kenneled Dogs during Interactions with Conspecifics. *Journal of Applied Animal Welfare Science* **16**:64-76.
- Quaranta A, Siniscalchi M, Vallortigara G. 2007. Asymmetric Tail-Wagging Responses by Dogs to Different Emotive Stimuli. *Current Biology* **17**:199-201.
- Range F, Virányi Z, Wylie D. 2011. Development of Gaze Following Abilities in Wolves (*Canis lupus*). *PLOS ONE* **6** (e16888) DOI: 10.1371/journal.pone.0016888.
- Reid P. 2009. Adapting to the Human World: Dogs' Responsiveness to Our Social Cues. *Behavioural Processes* **80**:325-333.
- Rendall D, Owren M, Ryan M. 2009. What Do Animal Signals Mean? *Animal Behaviour* **78**:233-240.
- Riedel J, Schumann K, Kaminski J, Call J, Tomasello M. 2008. The Early Ontogeny of Human-Dog Communication. *Animal Behaviour* **75**:1003-1014.
- Roberts T, McGreevy P, Valenzuela M, Linden R. 2010. Human Induced Rotation and Reorganization of the Brain of Domestic Dogs. *PLOS ONE* **5** (e11946) DOI: 10.1371/journal.pone.0011946.
- Rooney N, Gaines S, Hiby E. 2009. A Practitioner's Guide to Working Dog Welfare. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **4**:127-134.
- Russ J. 2006. *The Image Processing Handbook*. CRC Press, Boca Raton.

Savolainen P, Zhang Y, Luo J, Lundeberg J, Leitner T. 2002. Genetic Evidence for an East Asian Origin of Domestic Dogs. *Science* **298**:1610-1613.

Scott J. 1950. The Social Behaviour of Dogs and Wolves: An Illustration of Sociobiological Systematics. *Annals of the New York Academy of Sciences* **51**:1009-1021.

Shepherd K. 2009. Behavioural Medicine as an Integral Part of Veterinary Practice. Pages 10-23 in Horwitz DF, Mills DS, editors. *BSAVA Canine and Feline Behavioural Medicine*. British Small Animal Veterinary Association, Gloucester.

Sherman S, Wilson J. 1975. Behavioral and Morphological Evidence for Binocular Competition in the Postnatal Development of the Dog's Visual System. *The Journal of Comparative Neurology* **161**:183-195.

Shyan M, Fortune K, King C. 2003. "Bark Parks" - A Study on Interdog Aggression in a Limited-Control Environment. *Journal of Applied Animal Welfare Science* **6**:25-32.

Schilder M, van der Borg J. 2004. Training Dogs with Help of the Shock Collar: Short and Long Term Behavioural Effects. *Applied Animal Behaviour Science* **85**:319-334.

Schmitt V, Kröger I, Zinner D, Call J, Fischer J. 2013. Monkeys Perform as Well as Apes and Humans in a Size Discrimination Task. *Animal Cognition* **16**:829-838.

Scholtyssek C, Kelber A, Dehnhardt G. 2008. Brightness Discrimination in the Harbor Seal (*Phoca vitulina*). *Vision Research* **48**:96-103.

Simpson B. 1997. Canine Communication. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice* **27**:445-464.

Siniscalchi M, Lusito R, Vallortigara G, Quaranta A. 2013A. Seeing Left- or Right-Asymmetric Tail Wagging Produces Different Emotional Responses in Dogs. *Current Biology* **23**:2279-2282.

Siniscalchi M, Stipo C, Quaranta A, Hausberger M. 2013B. "Like Owner, Like Dog": Correlation between the Owner's Attachment Profile and the Owner-Dog Bond. *PLOS ONE* **8** (e78455) DOI: 10.1371/journal.pone.0078455

Siniscalchi M, d'Ingeo S, Quaranta A. 2016. The Dog Nose "KNOWS" Fear: Asymmetric Nostril Use during Sniffing at Canine and Human Emotional Stimuli. *Behavioural Brain Research* **304**:34-41.

Siniscalchi M, d'Ingeo S, Minunno M, Quaranta A. 2018. Communication in Dogs. *Animals* **8** (e131) DOI: 10.3390/ani8080131.

Smith B, Litchfield C. 2010. Dingoes (*Canis dingo*) Can Use Human Social Cues to Locate Hidden Food. *Animal Cognition* **13**:367-376.

Soproni K, Miklósi A, Topál J, Csányi V. 2001. Comprehension of Human Communicative Signs in Pet Dogs (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology* **115**:122-126.

- Soproni K, Miklósi Á, Topál J, Csányi V. 2002. Dogs' (*Canis familiaris*) Responsiveness to Human Pointing Gestures. *Journal of Comparative Psychology* **116**:27-34.
- Stone C. 1921. Notes on Light Discrimination in the Dog. *Journal of Comparative Psychology* **1**:413-431.
- Svartberg K. 2005. A Comparison of Behaviour in Test and in Everyday Life: Evidence of Three Consistent Boldness-Related Personality Traits in Dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **91**:103-128.
- Svartberg K. 2006. Breed-Typical Behaviour in Dogs: Historical Remnants or Recent Constructs? *Applied Animal Behaviour Science* **96**:293-313.
- Tanaka T, Watanabe T, Eguchi Y, Yoshimoto T. 2000. Color Discrimination in Dogs. *Nihon Chikusan Gakkaiho* **71**:300-304.
- Tapp P, Siwak C, Head E, Cotman C, Murphey H, Muggenburg B, Ikeda-Douglas C, Milgram N. 2004. Concept Abstraction in the Aging Dog: Development of a Protocol Using Successive Discrimination and Size Concept Tasks. *Behavioural Brain Research* **153**:199-210.
- Taylor A, Reby D, McComb K. 2009. Context-Related Variation in the Vocal Growling Behaviour of the Domestic Dog (*Canis familiaris*). *Ethology* **115**:905-915.
- Téglás E, Gergely A, Kupán K, Miklósi Á, Topál J. 2012. Dogs' Gaze Following Is Tuned to Human Communicative Signals. *Current Biology* **22**:209-212.
- Thalmann O et al. 2013. Complete Mitochondrial Genomes of Ancient Canids Suggest a European Origin of Domestic Dogs. *Science* **342**:871-874.
- Tod E, Brander D, Waran N. 2005. Efficacy of Dog Appeasing Pheromone in Reducing Stress and Fear Related Behaviour in Shelter Dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **93**:295-308.
- Tomasello M, Call J, Hare B. 1998. Five Primate Species Follow the Visual Gaze of Conspecifics. *Animal Behaviour* **55**:1063-1069.
- Topál J, Miklósi Á, Csányi V, Dóka A. 1998. Attachment Behaviour in Dogs (*Canis familiaris*): A New Application of Ainsworth's (1969) Strange Situation Test. *Journal of Comparative Psychology* **112**:219-229.
- Topál J, Gácsi M, Miklósi Á, Virányi Z, Kubinyi E, Csányi V. 2005. Attachment to Humans: A Comparative Study on Hand-Reared Wolves and Differently Socialized Dog Puppies. *Animal Behaviour* **70**:1367-1375.
- Topál J, Gergely G, Erdőhegyi Á, Csibra G, Miklósi Á. 2009. Differential Sensitivity to Human Communication in Dogs, Wolves, and Human Infants. *Science* **325**:1269-1272.
- Topál J, Kis A, Oláh K. 2014. Dogs' Sensitivity to Human Ostensive Cues: A Unique Adaptation? Page 329 in Kaminski J, Marshall-Pescini S, editors. *The Social Dog*. Academic Press, Cambridge.

Tuber D, Hennessy M, Sanders S, Miller J. 1996. Behavioral and Glucocorticoid Responses of Adult Domestic Dogs (*Canis familiaris*) to Companionship and Social Separation. *Journal of Comparative Psychology* **110**:103-108.

Udell M, Giglio R, Wynne C. 2008. Domestic Dogs (*Canis familiaris*) Use Human Gestures but Not Nonhuman Tokens to Find Hidden Food. *Journal of Comparative Psychology* **122**:84-93.

Udell M, Wynne C. 2008. A Review of Domestic Dogs' (*Canis familiaris*) Human-Like Behaviours: Or Why Behaviour Analysts Should Stop Worrying and Love Their Dogs. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **89**:247-261.

Udell M, Dorey N, Wynne C. 2010. What Did Domestication Do to Dogs? A New Account of Dogs' Sensitivity to Human Actions. *Biological Reviews* **85**:327-345.

Udell M, Wynne C. 2010. Ontogeny and Phylogeny: Both Are Essential to Human-Sensitive Behaviour in the Genus *Canis*. *Animal Behaviour* **79**:9-14.

Vas J, Topál J, Gácsi M, Miklósi Á, Csányi V. 2005. A Friend or an Enemy? Dogs' Reaction to an Unfamiliar Person Showing Behavioural Cues of Threat and Friendliness at Different Times. *Applied Animal Behaviour Science* **94**:99-115.

Vas J, Topál J, Györi B, Miklósi Á. 2008. Consistency of Dogs' Reactions to Threatening Cues of an Unfamiliar Person. *Applied Animal Behaviour Science* **112**:331-344.

Virányi Z, Topál J, Miklósi Á, Csányi V. 2006. A Nonverbal Test of Knowledge Attribution: A Comparative Study on Dogs and Children. *Animal Cognition* **9**:13-26.

Virányi Z, Gácsi M, Kubinyi E, Topál J, Belényi B, Ujfalussy D, Miklósi Á. 2008. Comprehension of Human Pointing Gestures in Young Human-Reared Wolves (*Canis lupus*) and Dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **11**:373-387.

von Holdt B et al. 2010. Genome-Wide SNP and Haplotype Analyses Reveal a Rich History Underlying Dog Domestication. *Nature* **464**:898-902.

Wagenmakers E. 2007. A Practical Solution to the Pervasive Problems of Values. *Psychonomic Bulletin & Review* **14**:779-804.

Wallis L, Range F, Müller C, Serisier S, Huber L, Virányi Z. 2015. Training for Eye Contact Modulates Gaze Following in Dogs. *Animal Behaviour* **106**:27-35.

Walls G. 1963. *The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation*. Hafner Publishing Co, New York.

Wang G et al. 2013. The Genomics of Selection in Dogs and the Parallel Evolution between Dogs and Humans. *Nature Communications* **4** (e1860) DOI: 10.1038/ncomms2814

Wayne R. 1986. Cranial Morphology of Domestic and Wild Canids: The Influence of Development on Morphological Change. *Evolution* **40**:243-261.

- Wayne R, Ostrander E. 2007. Lessons Learned from the Dog Genome. *Trends in Genetics* **23**:557-567.
- Weitzel G, Buddecke E, Fretzdorff A. 1955. Struktur der im Tapetum Lucidum von Hund und Fuchs enthaltenen zinkverbindung. *Zeitschrift für Physiologische Chemie* **299**:193-213.
- Wen G, Sturman J, Shek J. 1985. A Comparative Study of the Tapetum, Retina and Skull of the Ferret, Dog and Cat. *Laboratory Animal Science* **35**:200-210.
- Wilson E. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wobber V, Hare B, Koler-Matznick J, Wrangham R, Tomasello M. 2009. Breed Differences in Domestic Dogs' (Canis familiaris) Comprehension of Human Communicative Signals. *Interaction Studies* **10**:206-224.
- Worsley H, O'Hara S. 2018. Cross-Species Referential Signalling Events in Domestic Dogs (Canis familiaris). *Animal Cognition* **21**:457-465.
- Wosegien A, Lamprecht J. 1989. Nodding: An Appeasement Behaviour of Pigeons (Columba Livia). *Behaviour* **108**:44-55.
- Wyman M, Donovan E. 1965. The Ocular Fundus of the Normal Dog. *Journal of the American Veterinary Medical Association* **147**:17-26.
- Wynne C, Udell M, Lord K. 2008. Ontogeny's Impacts on Human–Dog Communication. *Animal Behaviour* **76**:1-4.
- Yeon S. 2007. The Vocal Communication of Canines. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **2**:141-144.
- Yin S, McCowan B. 2004. Barking in Domestic Dogs: Context Specificity and Individual Identification. *Animal Behaviour* **68**:343-355.