

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

Vizuální komunikace psa

Bakalářská práce

Autorka práce: Nikola Dočekalová

Obor studia: Kynologie ABPC

Vedoucí práce: doc. Ing. Helena Chaloupková, Ph.D.

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci „Vizuální komunikace psa“ jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucí 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 neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 17.7.2020

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. Ing. Heleně Chaloupkové, Ph.D. za veškerou pomoc, rady a vedení mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat všem, kteří mě podporovali během celého mého studia a rovněž mi pomohli při psaní této práce. A právě největší díky patří především celé mé rodině.

Vizuální komunikace psa

Souhrn

Vizuální komunikace je pro psa jedna z mnoha dalších důležitých komunikací, díky nimž dokáže v prostředí žít a přežít. Pes má poměrně širokou a flexibilní zásobu vizuálních signálů, nikoli však v porovnání s vlkem, od kterého se začal v tomto směru vzdalovat. Tyto signály mu umožňují dorozumívat se s ostatními psy, ale také s člověkem. Avšak i zde, vlivem domestikace a cílené selekce člověka, došlo k mnoha změnám a rozdílům. Většina těchto změn se týká zejména morfologie psa (změn tvaru uší, ocasu, lebky, různé délky srsti, nebo dokonce vzniku nových obličejových svalů), avšak změny se také objevují v projevu vizuálních signálů. Mezi takto ovlivněné jedince patří převážně plemena brachycefalická, u kterých vysílané signály ostatní psi nemusí správně pochopit a mohou vznikat problémy.

I komunikace mezi psem a člověkem prošla úpravou, aby se dokázala přizpůsobit lidskému světu. Vizuální signály se převzaly z intraspecifické komunikace, avšak některé svoji původní funkci změnil (například přímý pohled) a jiné se naopak vytvořily nově (například pohyb obličejového svalu kolem očí AU101). Dokonce se psi naučili více spoléhat na lidská vizuální gesta, i když jim jejich čich říká něco jiného.

V poslední době dochází k intenzivnímu rozvoji zkoumání komunikace u psů, a proto narůstá snaha o správné pochopení vizuálních signálů psa. Lidské vědomosti týkající se interspecifické i intraspecifické komunikace jsou stále nedostačující, obzvláště ty, které se týkají komunikace intraspecifické. Ať se již jedná o znalosti v oblasti tlamy nebo uší, významu postavení či vrtění ocasu z pohledu laterality, popřípadě vlivu kupírování ocasu.

Proto je potřeba se v tomto tématu dále vzdělávat, provádět a přinášet další výzkumy a novinky.

Klíčová slova: pes, intraspecifická komunikace, interspecifická komunikace, signály, člověk

The Dog's Visual Communication

Summary

Visual communication is one of the most important forms of communication for a dog, due to this it can live and survive in its chosen environment. Dogs have a rather wide and flexible supply of visual signals, but not as diverse as the wolf from which it began to slowly move away from. These signals allow him to communicate with other dogs, but also with humans.

Here, due to domestication of animals and targeted characteristics selected by humans, there have been many changes over many years. Most of these changes mainly concern the morphology of the dog or breed specific (changes in the shape of the ears, tail, skull, different lengths of the coat, or even the creation of new facial muscles), but changes also appear in visual signals. These individuals are mainly brachycephalic breed (being those with relatively broad and short skulls – such as Pugs, and French Bulldogs) in which other dogs may not understand the signals transmitted and miscommunication may arise.

Communication between dogs and humans has also undergone adjustments to adapt to the human world. Visual signals were taken from intraspecific communication, but some of their original functions changed (for example, direct view) and some functions have been newly created (for example, the movement of the facial muscle around the eyes AU101). Surprisingly dogs have learned to rely more on human visual gestures, even though their sense of smell suggests something different.

Recently, there has been intensive research into dog communication methods and therefore there is an increasing effort to properly understand the visual signals of the dog. Human knowledge of interspecific and intraspecific communications are still insufficient and lack overall understanding, especially those related to intraspecific communication. Whether it is knowledge of muzzle or ears area, the importance of the position or the tail wagging from the point of view of laterality, has indeed influenced tail docking.

Therefore there is a need to further educate, implement and bring more research and news in this topic.

Keywords: dog, conspecific communication, heterospecific communication, signals, human

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíl práce.....	8
3 Literární rešerše.....	9
3.1 Komunikace.....	9
3.2 Vizualní komunikace psa.....	11
3.2.1 Psí zrak.....	11
3.2.2 Vizualní komunikační signály psa a jejich funkce	13
3.3 Vliv domestikace a změny v morfologii psa na schopnost intraspecifické vizualní komunikace	20
3.3.1 Rozdíly mezi psem a vlkem ve vizualní komunikaci vlivem domestikace	20
3.3.2 Intraspecifická vizualní komunikace	23
3.3.3 Morfologické odlišnosti mezi plemeny psa	25
3.4 Interspecifická vizualní komunikace psa s člověkem	29
3.4.1 Schopnost psa vizualně komunikovat s člověkem.....	29
3.4.2 Schopnost psa porozumět lidským vizualním signálům.....	32
4 Závěr	35
5 Literatura.....	36

1 Úvod

Pes s člověkem spojili svou historii před mnoha tisíci lety, procesem zvaným domestikace, kdy se část dávné populace vlků adaptovala na člověka a antropogenní prostředí (Morey 1994; Coppinger a Coppinger 2001; Hare et al. 2002; Udell et al. 2008; Zeder 2012; Larson & Burger 2013). Člověk začal projevovat zájem o zvířata, která jsou relativně učenlivá, možná také ochotná se přiblížit k lidem – nebo alespoň před nimi neuprchnout či na ně nezaútočit (Ortolani et al. 2009; Topál et al. 2009; Hecht & Horowitz 2015; Kaminski et al. 2019). Psi se tedy začali přizpůsobovat lidskému sociálnímu prostředí, mezi psem a člověkem začal vznikat těsnější vztah a také začala vznikat selekce na komunikační schopnosti (Hare et al. 2002; Topál et al. 2009; Virányi & Range 2014).

Psi se věnují hlavně vizuální, akustické a olfaktorické komunikaci (Veselovský 2005; Hecht & Horowitz 2015). I když neumí mluvit řečí jako člověk, dokáží komunikovat jak druhově, tak mezidruhově na velmi vysoké úrovni (Virányi & Range 2014; Hecht & Horowitz 2015; Bradshaw & Rooney 2016; Siniscalchi et al. 2018a). Části těla, které přispívají k vizuální komunikaci, si zaslouží diskusi, neboť výzkum ukázal, že lidé se až tolik nezaměřují na psí chování a vizuální signály – lidskou pozornost upoutá spíše fyzický vzhled psa (Hecht & Horowitz 2015). Kromě toho studie také naznačují, že lidi více přitahují psi, kteří vykazují zdánlivě lidské charakteristiky, jako jsou velké oči nebo pružné výrazy obličeje – například zvedání obočí nebo zdánlivý úsměv (Fox 1971; Waller et al. 2013; Hecht & Horowitz 2015).

Podle běžného názoru je pes mezi ostatními domácími zvířaty výjimečný tím, že mezi ním a „jeho“ majitelem často vzniká unikátní pouto (Topál et al. 1998; Zeder 2012; Siniscalchi et al. 2013a). Albert & Bulcroft (1987) uvedli, že svobodní, rozvedení nebo ovdovělí lidé mají ke svým domácím mazlíčkům mnohem silnější „připoutanost“ než ostatní členové rodiny. Také bezdětní lidé mají vyšší „připoutanost“ k domácím mazlíčkům než lidé, kteří mají děti (Albert a Bulcroft 1987).

Dobře fungující vztah mezi psem a jeho majitelem je předpokladem pro vznik opravdového přátelství, emoční stability a efektivní kooperace (Miklósi et al. 2019). Majitelé vnímají psy jako členy rodiny (Albert a Bulcroft 1987; Hecht et al. 2012), přiřazují jim kognitivní a emoční vlastnosti (Horowitz 2009; Hecht et al. 2012), dokonce zažívají pocit smutku, když jim pes zemře (Hecht et al. 2012). Pokud si však psa pořídí člověk, co nemá zkušenosti ani teoretické vědomosti o psím chování, může se dopustit mnoha omylů při vzájemné komunikaci. Ať už jde o nesprávně odhadnuté chování vlastního psa nebo o případné napadení člověka (Miklósi et al. 2019).

2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce bylo podat formou literární rešerše přehled o problematice týkající se vizuální komunikace psa. Zjistit současné znalosti o vlivu zraku psa na jeho komunikační schopnosti včetně funkce vizuálních komunikačních signálů, vlivu domestikace a změn v morfologii psa na schopnost intraspecifické vizuální komunikace a také znalosti o interspecifické vizuální komunikaci psa s člověkem.

3 Literární rešerše

3.1 Komunikace

Komunikace poskytuje všem organismům, včetně lidí, prostředek k předávání informací a pro ostatní možnost vyjádření toho, co bylo vnímáno (Hauser 1996). Přenos informací se šíří od odesílatele k příjemci. Odesílatel, který signály vysílá, může změnit chování příjemce (Landsberg et al. 2013).

Komunikace se u zvířat vyvinula tak, že jednotlivá zvířata se mohou rozhodovat na základě morfologie, fyziologie či chování ostatních. Mechanismy pro příjem informací se vyvíjejí, aby jejich zpracování bylo co nejspolehlivější a nejúčinnější. I signály procházejí vývojem pro zvýšení spolehlivosti a efektivity komunikace, aby je příjemce správně pochopil, což je samozřejmě výhodné i pro odesílatele (Endler 1993). Pro zvířata má přeci jen zásadní význam – je nezbytná pro jejich přežití, tvorbu a udržování sociálních vztahů, a také pro rozmnožování (Serpell 1995). V přírodě se komunikace dělí na dva hlavní typy – intraspecifickou a interspecifickou. Intraspecifická komunikace je komunikace mezi jedinci téhož druhu, kdy spolu komunikuje například pes-pes. Pokud spolu komunikují dva zástupci různých druhů, hovoříme o komunikaci interspecifické (Regnier 1971). Mezi tzv. „unikátní interspecifickou komunikací“ patří komunikace mezi psem a člověkem.

Psi, kteří žijí v úzkém kontaktu s lidmi nejméně 30 000 let, si vyvinuli specifické dovednosti umožňující pružně komunikovat s lidmi (Topál et al. 2009; Siniscalchi et al. 2018a). V posledních letech několik studií odhalilo, že vztahy mezi člověkem a psem jsou založeny na dobře vytvořeném a složitém citovém poutu. Vztah pes-člověk může být charakterizován jako tzv. „připoutání“ (Topál et al. 1998; Siniscalchi et al. 2013a; Miklósi 2015). Projevem je dlouhotrvající oddanost k „předmětu náklonnosti“ skrze určité formy chování (například touha po blízkosti a kontaktu) – toto chování je typické i u lidí (například mezi kojencem a jeho primárním pečovatelem) (Siniscalchi et al. 2018a; Miklósi et al. 2019). Proces soužití a vazba pes-člověk způsobily jak u lidí, tak u psů změny v jejich mezidruhových komunikačních schopnostech, jejichž výsledkem je vnímat a chápat signály ostatních druhů a správně na ně reagovat (Siniscalchi et al. 2018a).

Komunikační signály, procházející nejrůznějšími druhy smyslového zpracování, se nejspíše vyvinuly z již dříve existujícího chování, které mělo jistou hodnotu pro potenciálního příjemce. Můžeme je brát buď jako ukazatele vnitřního motivačního procesu, nebo mohou reflektovat události pocházející z vnějšího prostředí. Tyto signály závisí na vnitřním stavu odesílatele a nesou referenční význam (jako třeba slova u lidí) (Miklósi et al. 2019). Nejdůležitější je, že příjemce může z vnímaného signálu získat informace o vnější situaci (Schenkel 1947; Miklósi et al. 2019).

U psa domácího (*Canis familiaris*) existuje celá řada komunikačních signálů:

- Vizuální signály
- Akustické signály
- Olfaktorické (chemické) signály
- Dotykové (taktilní) signály

Tato bakalářská práce se soustředí pouze na vizuální komunikaci.

3.2 Vizuální komunikace psa

3.2.1 Psí zrak

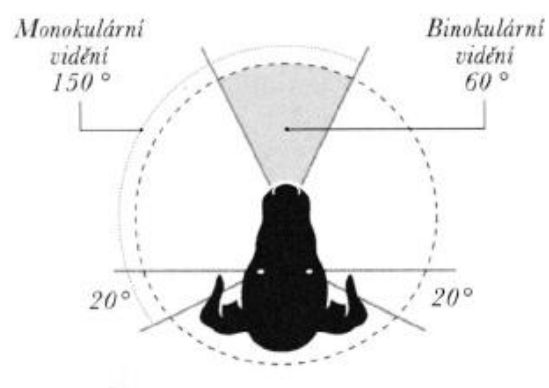
Psí zraková soustava není v mozku dominantní a jejich vnímání je zrakem ovlivňováno méně, než je tomu například u čichu (Coren 2008). I tak psí vizuální systém pravděpodobně předčí ten lidský. A to konkrétně ve schopnosti fungovat v šeru, rychlostí, se kterou může sítnice reagovat na jiný obraz (blikání), zorným polem, schopností rozlišovat odstíny šedé a také schopností detekovat pohyb (Miller & Murphy 1995). Psí oko je stavěno takovým způsobem, aby především dobře rozlišovalo podrobnosti za zhoršených světelných podmínek (Wells 2017). K tomu slouží tyčinky, které jsou specializované na vidění v šeru – a to díky rodopsinu, který se v nich nachází. *Tapetum lucidum* – neboli odrazná vrstva za sítnicí, která působí jako zrcadlo, zvyšuje citlivost oka. Od ní jde světlo zpátky do sítnice (Miklósi 2015). Fotoelektrický jev v této vrstvě vyvolává fluorescenci, která zvyšuje světelnost – neboli zvyšuje schopnost vidět za nepříznivých světelných podmínek. Stejně jako lidé, tak i řada psů trpí na krátkozrakost (*myopie*) – světelné paprsky jsou zaostřeny před sítnicí, blízké předměty jsou vidět dobře, ale vzdálenější rozmazaně. Psi rovněž trpí i na dalekozrakost (*hyperopia*) – ohnisko světelných paprsků je příliš daleko, blízké předměty jsou rozmazané, kdežto vzdálené jsou vidět jasně (Tovée 2008). Při výzkumu zaostřovacích schopností oka se zjistilo, že víc než polovina rotvajlerů (64 %) je krátkozraká, stejně tak i němečtí ovčáci (53 %) a malí knírači (50 %) (Murphy et al. 1992). Co se týče barevného vidění, patří psi mezi druhy, které mají schopnost dichromatického vidění. Jsou schopni rozlišovat barvy – modrofialovou a žlutozelenou. Zelenomodrá barva se jim jeví jako šedá – tzv. „neutrální“ (Neitz et al. 2001).



Obrázek 1. Vnímání barev člověka a psa (upraveno dle <https://dog-vision.andraspeter.com/#Color>).

Zorné pole je u psů širší než u lidí. Průměrný pes má oči umístěné v lebce víc laterálně než my lidé (Miklósi et al. 2019). Jejich zorné pole je kolem 240°. To znamená, že pes má velmi dobrý odhad a také dobré prostorové vidění (Miklósi 2015). Oblast, kterou u psů obsáhne binokulární vidění, je oproti člověku zhruba poloviční (cca 40° až 60°). To vysvětluje, proč psi poměrně špatně vnímají hloubku prostoru. Kompenzují to však pohyby hlavy (Miklósi et al. 2019).

ŽORNÉ POLE PSA



Obrázek 2. Zorné pole psa (Miklósi et al. 2019).

3.2.2 Vizualní komunikační signály psa a jejich funkce

Signálem se rozumí srozumitelné chování (nebo různé tělesné projevy, gesta či řeč těla), který má potenciál ovlivnit chování příjemce způsobem, jenž je výhodný pro odesílatele, popřípadě i pro příjemce (Handelman 2008; Miklósi et al. 2019).

Psi vizuálně komunikují s ostatními jedinci při blízkých sociálních interakcích. Mohou při nich získávat a dodávat informace o svém vnitřním stavu prostřednictvím výrazu v obličeji – pohledem, ústy, ušima, pomocí kterých mění polohu různých částí těla (Wells 2017; Siniscalchi et al. 2018a). Výrazy zvířecích tváří byly historicky (do jisté míry i u člověka) považovány za nepružné a nedobrovolné projevy, odrážející spíše emoční stav jednotlivce než aktivní pokusy o komunikaci s ostatními (Darwin 1872; Tomasello 2010). Kaminski et al. (2017) však zjistili a potvrdili, že domácí psi sledují stav pozornosti člověka a produkují výrazy obličeje jako aktivní pokus o komunikaci s lidmi.

Oči

Psi zaměřují svou pozornost především na oblast očí (Somppi et al. 2014, 2016). Ta hraje u psů důležitou informační roli při rozpoznávání obličeje. Psi obvykle zírají na ostatní jedince, aby je ohrozili, nebo se vyhýbají očnímu kontaktu, aby se uklidnili a snížili napětí během interakce (Rugaas 2007; Siniscalchi et al. 2018a). Somppi et al. (2014) zjistili, že psi dávají přednost fotografiím známých tváří a očí více než fotografiím někoho cizího, což naznačuje, že psi rozpoznávají tváře známých lidí i psů. Dále se prokázalo, že psi se dívali delší dobu na agresivní psy než na agresivní lidi, a to do všech částí jejich obličeje – oči, tlama a střední část obličeje. Primárním cílem zájmu však byly oči. (Somppi et al. 2016).

- Pohled z oka do oka neboli tzv. „přímý pohled“ je často považován za výhrůžku, výraz dominance nebo upozornění, že brzy přijde útok. Ať už jde o psa nebo vlka (Bradshaw & Rooney 2016).
- Psi také používají upřený pohled k sledování lidského jednání – nejčastěji ho lze pozorovat u stolu, když lidé sedí a jedí (Miklósi et al. 2019).
- Odvrácení pohledu, a tím přerušení kontaktu je u psů známkou podřízenosti a někdy i strachu (Handelman 2008; Bradshaw & Rooney 2016; Mariti et al. 2017). Také je pozorován, pokud je pes konfrontován dominantním psem (Handelman 2008).
- Mrkání souvisí s přátelstvím nebo také přerušuje dominantní upjatý pohled, je známkou podřízenosti a také napomáhá pro uklidnění situace. Toto chování také existuje i ve vztahu k člověku – např. když byl člověk na psa příliš tvrdý nebo na něj působí příliš agresivně (Abrantes 1998, Rugaas 2007).

Tvar psích očí lze rozdělit na dva typy. Prvním typem jsou oči tzv. „tvrdé“, které vyjadřují vysokou úroveň napětí. V agonistických a stresových situacích má pes oči zdánlivě větší a kulatější (Handelman 2008). Také mohou odhalovat oční bělmo – tomu se přezdívá „velrybí oči“ (Siniscalchi et al. 2018a). Ty mohou značit nepříjemné pocity či nervozitu (Hecht & Horowitz 2015). Tento jev se objeví automaticky i v případě, když jsou oči otočené do krajní polohy (Handelman 2008). Doširoka otevřené oči jsou znakem dominance a součástí upřeného pohledu. Při bázlivém, podřízeném nebo usmírovacím chování má pes oči menší a užší – tudíž

málo viditelné (Miklósi et al. 2019). Mezi další typ očí patří tzv. „měkké oči“, které se projevují v uvolňujících, klidných a nijak ohrožujících kontextech (Hecht & Horowitz 2015; Siniscalchi et al. 2018a). Také zornice slouží ke komunikaci. Její velikost a rychlé změny tvaru mohou opět sloužit jako ukazatel emocionálního stavu (Miklósi et al. 2019). Například zvětšená zornice naznačuje vzrušení (Handelman 2008). U psů jsou patrné také pohyby na čele, které odpovídají pohybu obočí u lidí (Coren 2007). Pomocí stahů svalu v horní části obličeje psi zvedají čelo a zvyšují tím tak zdánlivou výšku i celkovou velikost orbitální dutiny (tj. zdánlivou velikost očí) (Waller et al. 2013). Může se jednat například i o svaštění čela při agonistických situacích (Mech & Boitani 2003; Siniscalchi et al. 2018a).

Uši

Pozice uší představuje spolu s očima významný signál. Jejich pozice a tvar sděluje ostatním mnoho zásadních informací – například momentální náladu, submisivitu či dominanci jedince (Miklósi et al. 2019). Avšak jejich role ve zpracování obličeje byla zřídka zkoumána (Siniscalchi et al. 2018a). Uši převyšují temeno hlavy, jsou viditelné na značnou vzdálenost. Také jsou velmi pohyblivé, lze je natáčet do různých směrů a poloh, záleží však na stavu vzrušení (Siniscalchi et al. 2018a).

- Uši vzpřímené nebo lehce namířené dopředu znamenají, že pes studuje prostředí, hledá informace (Handelman 2008). Pokud však u toho má lehce nakloněnou hlavu a pootevřenou nebo uvolněnou tlamu, znamená to, že pozoruje něco nového, něco, co nečekal. Pokud je tlama zavřená, tento výraz může doprovázet nízko držný pohybující se ocas, znamená to, že pes něčemu nerozumí. Jestliže stejný signál uší doplní vyceněné zuby, pokrčený nos, je to obranné gesto sebevědomého psa, který se nebojí poprat (Hecht & Horowitz 2015).
- Uši položené nazad – tzv. „zploštěné“ nebo přilehlé – tzv. „přitisknuté“ k hlavě, pokud tuto polohu doprovází vyceněné zuby, znamená to, že je pes vyděšený nebo při agonistické reakci (Hecht & Horowitz 2015; Siniscalchi et al. 2018a; Bremhorst et al. 2019). Jestliže nejsou vidět zuby a čelo je hladké, bez vrásek, jde o mírumilovný a podřízený signál. Když tuto mimiku doprovází ještě přikrčení těla a rozmáchlé vrtění ocasu, jde o velmi podřízené gesto (Hecht & Horowitz 2015; Bremhorst et al. 2019).
- Extrémně bázlívní jedinci dokáží uši přitisknout tak daleko na hlavu, že úplně zmizí – tzv. „tulení uší“ (Handelman 2008; Siniscalchi et al. 2018a).
- Jsou-li uši psa v boční pozici, jedná se o protichůdný vnitřní stav – tzv. „uši letounu“ (Siniscalchi et al. 2018a).

Tlama

I když je oblast úst ve srovnání s očima méně zkoumaná, ústa získávají zvláštní význam při hodnocení, zda je výraz obličeje potenciálně ohrožující. Psi se dívají na oblast úst, aby zjistili, zda jde o neutrální nebo o konkrétní výhrůžné výrazy obličeje. Konfigurace úst se liší v závislosti na poloze (otevřené nebo zavřené) a na tvaru pyskového švu – rtu (tzv. *labial commissure*), které poskytují důležité informace o agresivních úmyslech jedince a jeho

stresovém stavu (Hecht & Horowitz 2015; Siniscalchi et al. 2018a). Tlama tedy informuje okolí o zuřivosti, dominanci, agresi, strachu, pozornosti, zájmu a uklidnění.

- Tlama, která je uvolněná, pootevřená, jazyk částečně viditelný nebo visící přes spodní zuby poukazuje na to, že je pes uvolněný a spokojený (Hecht & Horowitz 2015).
- Naopak zavřená tlama, kde zuby ani jazyk nejsou vidět, je známkou pozornosti nebo zájmu (Miklósi et al. 2019).

Pysky jsou také součástí vizuální signalizace. Ohrnuté pysky, které odhalují tesáky, zvrásněná kůže na nose, tlama zčásti otevřená – tento výraz sděluje, jaké záměry a pocity má dotyčný pes – čili varuje před kousnutím (Hecht & Horowitz 2015). Ústa tažená dopředu (tzv. „krátké rty“) se vyskytují při agonistických záměrech, stupeň otevírání úst se zvyšuje podle intenzity ohrožení (Handelman 2008; Siniscalchi et al. 2018a). Naopak když jsou pysky ohrnuty, odhalují nejen všechny zuby, ale celé dásně horní čelisti, hřbet nosu je silně zvrásněný – tento výraz je posledním varováním, pes je připraven a ochoten zahájit zuřivý útok (Miklósi et al. 2019). Stažení pysků k uším (tzv. „dlouhé rty“) značí strach, stres či uklidnění (Handelman 2008; Hecht & Horowitz 2015; Siniscalchi et al. 2018a). Je-li tlama široce otevřená do tvaru „C“, je hrozba intenzivnější a založena na dominanci (Handelman 2008; Siniscalchi et al. 2018a.)

- Zívání je signál používaný podobně jako u lidí – jsou-li hodně unavení, ve stresu anebo v situaci, kdy pociťují určité napětí. Psi navíc zívají i z důvodu, aby uklidnili a uvolnili situaci. A je to také jedno z prvních signálů, které štěně dělá už po narození (Rugaas 2007, Mariti et al. 2017). Bylo taktéž zjištěno, že psi si zívání všimají i u lidí. A nejen to, dokonce několik studií potvrdilo, že lidské zívání má schopnost vyvolat zívání i u psů (jeho výskyt souvisí se sociálním poutem spojeným s empatií) (Joly-Mascheroni et al. 2008; Madsen & Persson 2013; Romero et al. 2013).
- Olizování tlamy – literatura naznačuje, že toto chování může mít několik vysvětlení, záleží tedy na konkrétním kontextu. Psi i vlci jím získávají například informace o dominanci, úmyslech a náladě, používají je pro uklidnění situace a také může znamenat žebrání o potravu nebo respekt (Mech 1999; Rugaas 2007; Van der Borg et al. 2015; Albuquerque et al. 2018; Koru et al. 2018). Existuje i několik forem olizování úst – liší se v rozsahu vyčnívání jazyka (tj. pouze vyčnívající z úst, olizující si rty nebo čumák) (Bremhorst et al. 2019). Také olizování tváře majiteli patří mezi další projevy psiho chování. Konkrétně, když se majitel vrátí domů. Toto počínání je majiteli běžně vnímáno jako výraz lásky a označováno jako psí „polibky“ (Hecht & Horowitz 2015). V psí komunikaci olizování čenichu jiného psa naznačuje žebrání o jídlo (Malm & Jensen 1996) – stejné chování se zjistilo i u vlků (Packard et al. 1992). Podobnost mezi psím olizováním tlamy jiného psa a olizováním lidské tváře znamená, že v obou případech psi pravděpodobně prosí o jídlo. To dokládá i fakt, že štěňata i dospělí psi jsou ohledně krmení zcela závislí na svých majitelích, podobně jako štěňata vlků na svých rodičích (Koru et al. 2018). Vlíčí mláďata přistupují a vítají

všechny vlky, kteří se po lovu vracejí do doupěte – olizují jejich tváře a dožadují se potravy (Hecht & Horowitz 2015; Koru et al. 2018). Stejně tak psí „polibek“ je pozdravem a vítáním majitele. Je to však také pozoruhodný zájem o to, co mohl majitel od opuštění domu zkonsumovat (Hecht & Horowitz 2015).

Ocas

Původně bylo úkolem ocasu pomáhat udržovat rovnováhu. Psí ocas vyjadřuje náladu, společenské postavení i úmysly (Miklósi et al. 2019). Mávání nebo vrtění ocasem je pro jiné psy i lidi dobře viditelné (Hecht & Horowitz 2015). Vyjadřování ocasem probíhá po třech informačních kanálech – polohou, tvarem a pohybem (Coren 2007).

Poloha ocasu:

- Ocas nesený vysoko nebo do oblouku je známkou výrazné dominance, sebevědomí, vzrušení nebo ochoty psa pozitivně přistupovat k jinému jedinci (například pozdrav a hraní) (Mellor 2018; Siniscalchi et al. 2018a).
- Pokud je ocas držený ztuhá a nehybný, vyjadřuje hrozbu nebo úzkost jedince (Handelman 2008; Siniscalchi et al. 2018a).
- Ocas nesený nízko nebo zastrčený mezi končetinami signalizuje strach, úzkost, podřízenost nebo útěchu, protože přispívá ke snižování tělesné velikosti jedince (Handelman 2008; Siniscalchi et al. 2018a).
- Špička ocasu mívá jiný směr a často bývá výrazněji zbarvená, což zdůrazňuje pozici ocasu a umožňuje zvětšit či zmenšit velikost těla – v obou případech to napomáhá snadněji rozpoznat pohyby a polohy ocasu (Miklósi et al. 2019).

Divoké psovitě šelmy, například vlci, mají často huňaté ocasy, které jsou zdaleka viditelné. Navíc jsou ocasy zvláště zbarvené, což usnadňuje rozpoznávání signálů. Často bývá ocas na spodní straně světlejší, takže vysoko zdvižený ocas je dobře vidět (Miklósi 2015).

Tvar ocasu:

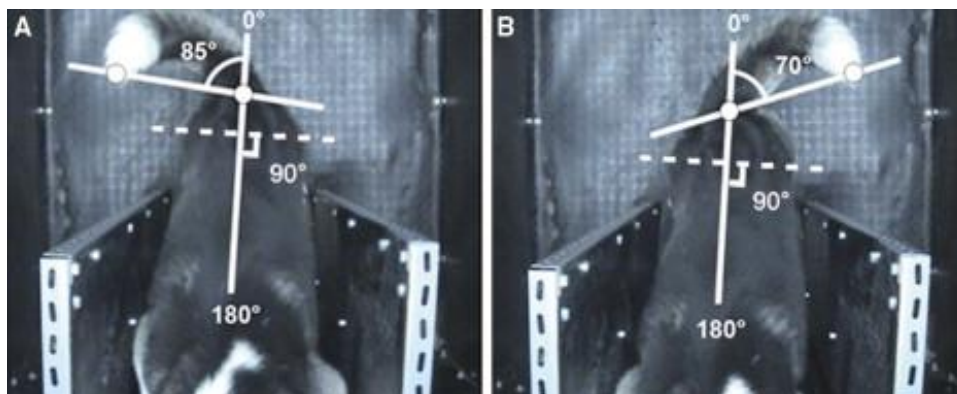
- Vlci nikdy nemají srpovitý nebo pevně stočený ocas, který je pro psy typický – ačkoli existují i plemena, která ho též nemají (Miklósi 2015).
- Stočený nebo ostře zahnutý, vysoko nesený ocas – tato změna tvaru ocasu je nejlépe vidět u psů nejvíce podobným vlkům (německý ovčák, belgický ovčák a severská plemena). Ocas vypadá hadovitý, stočený do podoby S. Je to projev toho, že pes je připraven k bezprostřednímu útoku (Coren 2007).
- Ocas zježený pouze na špičce je spíše projevem strachu nebo úzkosti (Miklósi et al. 2019).
- Kroužek poblíž špičky ocasu je známkou mírnější útočnosti, ale i jako varovný signál (Miklósi 2015).

Pes umí vrtět ocasem s různou frekvencí a intenzitou a může ho nést v nejrůznějších pozicích. Obecně řečeno, síla nebo rychlost pohybů prozrazuje stupeň vzrušení (Handelman 2008; Miklósi et al. 2019). Štěňata používají ocas nejčastěji jako vyjádření tzv. „bílé vlajky“ (Rugaas 2007).

Pohyby ocasu:

- Rychlé mávání ocasem vyjadřuje různé vnitřní stavy (Siniscalchi et al. 2018a). Tento pohyb je známkou rozrušení nebo napětí (Bailey 2003).
- Mírné mávání ocasem pouze v malém rozsahu – tento pohyb je typickým projevem při setkání (Mellor 2018).
- Široké rozmachy ocasu jsou přátelským signálem. Lze ho pozorovat při hře nebo také jako projev potěšení (Siniscalchi et al. 2018a).
- Široké mávání ocasem a rozmachy, které zasahují až ke kyčlím na obou stranách, znamenají projev největší spokojenosti, nadšené oddanosti a podřízenosti. Takové chování je možné pozorovat například při setkání po dlouhé nepřítomnosti (Mellor 2018).
- Třesoucí se ocas (jako kdyby vibroval) se vysvětluje spíše jako známka rozrušení nebo intenzivních pocitů (Miklósi et al. 2019).

Pes vykazuje rozdílné amplitudy vrtění ocasu ve vztahu na vizuální podnět, na který se pes dívá. Pokud na psa působí pozitivní podnět (například majitel), tak se ocas stáčí více k pravé straně (aktivace levé hemisféry). A naopak, když se pes dívá na negativní stimul (například dominantní neznámý pes), stáčí se ocas k levé straně (aktivace pravé hemisféry) (Quaranta et al. 2007; Siniscalchi et al. 2013b).



Obrázek 3. Rozdílné vrtění ocasu (A – směr pohybu ocasu vpravo a B – směr pohybu ocasu vlevo) (Quaranta et al. 2007).

Existuje mnoho individuálních variací vrtění ocasu – kroužení (častější je proti směru než po směru hodinových ručiček), bouchání (jehož význam či signalizace nebyla doposud studována). Rozdíly ve vrtění psích ocasů je důležité studovat a tyto poznatky sdělovat široké veřejnosti (Hecht & Horowitz 2015).

Tělo

Spolu s posturálními a obličejovými projevy mohou psi vyjadřovat i další chování, aby signalizovali svůj vnitřní stav (Siniscalchi et al. 2018a).

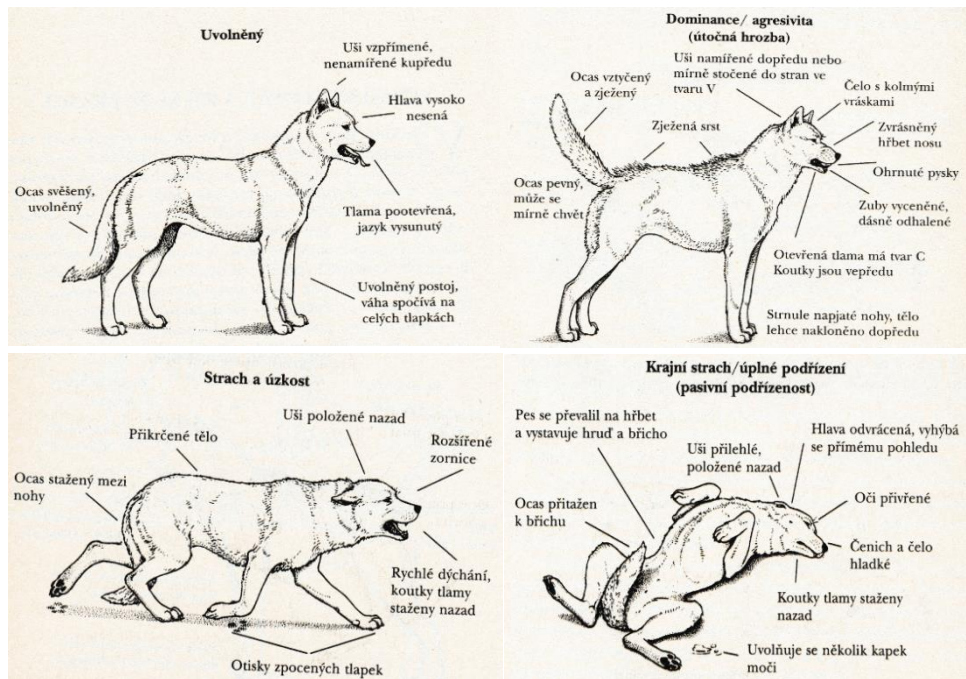
- Tělo mírně skloněné dopředu, pokrčené nohy jsou signálem, který provokuje útok (Miklósi et al. 2019).
- Otáčení hlavy od nepříjemného stimulu, zvedání končetiny naznačující nejistotu, slouží jako konejšívý signál pro druhého jedince (Rugaas 2007; Handelman 2008).

Psi mohou sdělovat sebevědomí, ostražitost nebo hrozbu zvětšením své tělesné velikosti, vytahováním se do celé své výšky a zvyšováním napětí tělesných svalů. Velikost těla jedince může být dále zvětšena pomocí piloerекce (Mech & Boitani 2003; Handelman 2008) což je fyzická odezva podobná husí kůži. Chloupky mají tendenci se zvedat v oblastech od ocasu až po hřbet – toto chování není pod kontrolou zvířete (Mech & Boitani 2003; Handelman 2008; Hecht & Horowitz 2015). Piloerекční reflex se vyskytuje v několika kontextech, které souvisejí se zvýšením vzrušení jedince – například strachem, překvapením nebo sdělováním agrese či stresu (Mech & Boitani 2003; Miklósi 2015; Siniscalchi et al. 2018a).

- Když se srst na hřbetě a plecích postaví, pes díky tomu vypadá mnohem větší a vyšší, a navíc tím získává odstrašující dominantní vzhled (Wells 2017).
- Jak u vlků, tak někdy i u psů, může být vidět výrazný tmavý pruh nebo řadu skvrn probíhající středem hřbetu. Také i plec bývá zpravidla tmavší (Coren 2007).

Stále zůstává otázkou, zdali by pozice pozvednutých chlupů na těle psa mohla být opravdu informací o psích emocionálních stavech (Mech & Boitani 2003; Siniscalchi et al. 2018a). I tlapky vykonávají spoustu „společenské řeči“, i když si jich lidé všimají mnohem méně než například ocasů. Pro psy je „nabízení tlapky“ submisivním nebo uklidňujícím gestem. Zvedání tlapky je součástí mnoha sociálních výměn (Rugaas 2007; Hecht & Horowitz 2015).

I přes skutečnost, že komunikační chování lze popsat odděleně, je třeba jednotlivé chování zvážit a pozorovat v kontextu se všemi ostatními signály. Navíc je potřeba vnímat i obecné řeči těla, aby bylo možné správně interpretovat emocionální stav jedince (Siniscalchi et al. 2018a).



Obrázek 4. Postoje psa – vizuální komunikační signály psa (Coren 2007).

3.3 Vliv domestikace a změny v morfologii psa na schopnost intraspecifické vizuální komunikace

3.3.1 Rozdíly mezi psem a vlkem ve vizuální komunikaci vlivem domestikace

Nejpravděpodobnější evoluční scénář spočívá v tom, že předci psů museli mít do jisté míry projevy či vlastnosti, které vyvolávaly u lidí pečující či starostlivou reakci. Lidé tehdy vědomě či nevědomě tyto vlastnosti upřednostňovali a vybírali, což vedlo k adaptacím, které jsou dnes vidány u psů (Kaminski et al. 2019). Psi byli během domestikace tvarováni jak v chování, tak v anatomických vlastnostech (Schleidt & Shalter 2003; Miklósi 2015; Kaminski et al. 2019). První známkou domestikace je redukce tělesné velikosti (na menší a snadněji manipulovatelná zvířata). Další fází domestikace je vznik trpasličích a obřích plemen psů (Clutton-Brock 1999).

Morfologie lebky se projevuje jak změnami rozměrů lebky (Wayne 1986; Morey 1992; Trutt 1999), tak zkrácením délky čumáku, což má za následek vytěsnění, zmenšení velikosti a snížení počtu zubů u psů (Turnbull & Reed 1974). Psi mají lebku přibližně o 20 % menší a více klenuté čelo než obdobně velký vlk. Některá plemena mají buď dlouhou lebku (dolichocefalickou), nebo naopak krátkou lebku (brachycefalickou) (Miklósi et al. 2019). U psů také bývá větší úhel čela – tzv. „stop“. Tvar orbity je zaoblenější a oči jsou postaveny více dopředu (Miklósi 2015). Dospělí vlci ovládají až 60 různých výrazů obličeje. Vlivem domestikace se zredukoval počet možných výrazů obličeje, a tedy i jejich funkce coby vizuálních signálů – tím pádem došlo ke zmenšení repertoáru v intraspecifické komunikaci (Miklósi et al. 2019).

Dalším významným rozdílem je schopnost psa dívat se lidem do očí, ať pro získání informací nebo ohledně pomoci při řešení problému (Virányi et al. 2008; Siniscalchi et al. 2018a). Vzhledem k tomu, že vzájemný pohled je zásadní součástí lidské komunikace, u psů tedy mohlo dojít k upřednostňování a k vybírání jedinců s tímto zájmem (Gácsi et al. 2005). Psi oči, tak jak jsou známy dnes, jsou v podstatě zakulacenější a orientovanější více dopředu než oči vlků (Clutton-Brock 1999). Evolučním procesem si psi dokázali vytvořit obdobu lidského „obočí“, a to v podobě barevných znaků, které zdůrazňují pohyby svalů kolem očí, a tak napomáhají komunikaci. Mnoho psů (například dobrman nebo rotvajler) má nad očima skvrny odlišné barevné srsti – neboli pálení. Kontrastně zbarvené skvrny usnadňují rozpoznání pohybů svalů kolem oka (Siniscalchi et al. 2018a). Tuto hypotézu podporuje existence jasných vědeckých důkazů, že u psů mohou převládat informace o barvě s ohledem na jas (Siniscalchi et al. 2017). Naopak některá plemena psů nemají skvrny nad očima, ale pigment rámuující oko často dosahuje od okraje oka daleko na spánky, a tak nahrazuje obočí. Pak jsou další plemena psů (zejména u jednobarevných nebo tmavých), kde zbarvení srsti rostoucí nad okem vytváří charakteristický stín, který zastává stejnou úlohu jako skvrny nad očima (Coren 2007).

Lidé především požadovali, aby psi byli poměrně krotcí a ochotně se podřizovali příkazům (Larson & Burger 2013). Některé z anatomických modifikací moderních psů byly ovlivněny paedomorfózou – jevem, kdy se dospělý pes podobá mladému vlku – štěněti (Morey 2010; Waller et al. 2013). Psi si při něm uchovávají určité znaky a chování, jako je například kratší čenich, širší a kulatější hlava (Morey 1994) nebo vrtění ocáskem a jiné submisivní chování (Waller et al. 2013). Štěňata divokých psovitých šelem mají převážně uši klopené nebo

převíslé, plandající kolem hlavy, postupem věku se jim uši vzpřimují. Pouze u domácích psů mohou převíslé boltce přetrvávat do dospělosti (Clutton-Brock 1995). Uši a mimika obličej psa byly také ovlivněny domestikací a selektivním chovem (Feddersen-Petersen 2001). Podle Foxe (1971) používají psi tzv. „vlčí úšklebek“ (rty se svisle stáhnou a vodorovně odhalují zuby) pouze vůči lidem. Mnohým připomíná lidský úšklebek, zatímco jiní jej označují za „usmívající se“.

Lidé upřednostňují psy, kteří vykazují paedomorfni (anatomické rysy podobné dětem) – mezi tyto rysy patří například velké čelo a velké oči (Kaminski et al. 2019). Tyto rysy obličej lze dále zvětšit pomocí stahů obličejového svalu v horní části obličej, které zvedají čelo a zvyšují tak zdánlivou výšku a celkovou velikost orbitální dutiny – tj. zdánlivou velikost očí (viz Obrázek 5). Velké oči vzhledem ke zbytku obličej jsou výrazným rysem u lidských kojenců a jsou spojeny s vnímanou roztomilostí (Waller et al. 2013). Paedomorfni rysy obličej tedy působí na vylepšení vzhledu specifických obličejových znaků (zejména očí) (Kaminski et al. 2019). Waller et al. (2013) zjistili, že specifický pohyb obličejového svalu kolem očí (který označili jako AU101: Vnitřní zvedáč obočí) se zdá být pro člověka obzvláště přitažlivý. Pohyb způsobuje, že se oči zdají být větší – tedy více kojenecké a potenciálně přitažlivější pro člověka. Toto vnitřní pozvednutí obočí také připomíná pohyb obličej, který lidé provádí, když jsou smutní. Což může u lidí vyvolat pečující reakci (Waller et al. 2013). Jeho výzkum se odehrával na psech v útulku, kde zkoumali rychlost osvojení psů, kteří projevují tento pohyb obočí. Zajímavé je, že vrtění ocáskem a blízkost k člověku nebyly spojeny s rychlostí výběru osvojiteli, přestože to byly faktory, o nichž se běžně předpokládá, že svědčí o přátelském temperamentu. Toto zjištění dále podporuje rostoucí důkaz, že nepřímá manipulace s lidskými smyslovými preferencemi (zejména upřednostňování mladistvých charakteristik obličej) byla v domestikaci obzvláště silným selektivním tlakem, a to ještě více než skutečné ukazatele temperamentu (Waller et al. 2013).

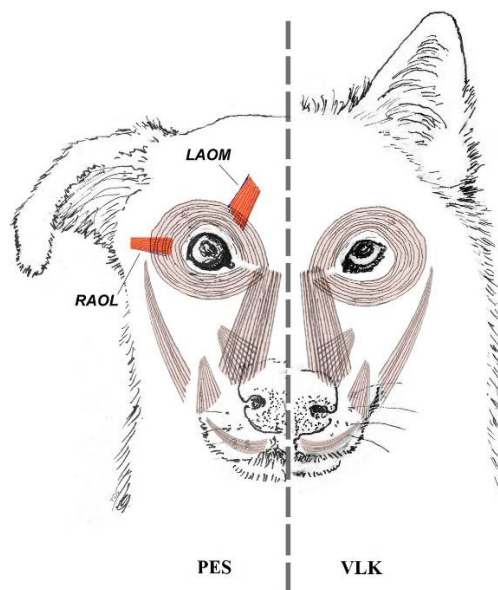


Obrázek 5. Pohyby obličej AU101 – vnitřní zvedáč obočí u domácího psa (A – neutrální výraz, B – AU101 zvedání obočí) (Waller et al. 2013).

Ekvivalentním pohybem obličej k AU101 je u lidí AU1 (zvedáč vnitřní části obočí), který se výrazně projevuje ve výrazech lidského smutku. Je tedy možné, že lidští osvojitelé

nereagovali na paedomorfismus, ale naopak na vnímaný smutek u psů hledajících domov. Je také možné, že výraz lidského smutku je sám o sobě odvozen od paedomorfismu a že smutek je přisuzován tomuto specifickému pohybu obličeje také u psů – zvyšuje tím i tzv. „vnímanou zranitelnost psa“. Další možností je, že lidé reagují na nárůst bílé skléry (neboli bělmy) odkryté u psů, když se orbitální dutina protahuje působením AU101 (viz Obrázek 5) (Waller et al. 2013). Viditelnost bělma je velmi jedinečný lidský rys, který pomáhá mnohem více naznačovat směr pohledu (Kaminski et al. 2019). Waller et al. (2013) dále také ve své studii prokázali, že psi, kteří produkují tento pohyb obličeje častěji, byli z útulku přednostně a aktivně vybíráni lidmi než ti, kteří tento pohyb produkovali jen zřídka. Tento fakt podporuje hypotézu, že paedomorfnní vlastnosti domácích psů vznikly spíše v důsledku nepřímé selekce lidmi, než aby byly pouze vedlejším produktem selekce proti agresí. Produkce tohoto pohybu očí poskytuje tedy psům potenciální výběrovou výhodu. Žádný jiný pohyb obličeje neměl stejný účinek. Zatím však není známo, zda domestikace tento jev formovala, a zda psi vykazují výrazné rozdíly od vlků v anatomii a chování v souvislosti s tímto pohybem obličeje (Waller et al. 2013).

Až Kaminski et al. (2019) se pokusili zjistit, zda domestikace vytvarovala svaly obličeje tak, aby tímto způsobem usnadňovala komunikaci mezi psem a člověkem. Hlavním zjištěním je, že muskulatura obličeje mezi domácími psy a vlky byla relativně jednotná a lišila se pouze kolem oka (viz Obrázek 6). Zatímco sval *levator anguli oculi medialis* (LAOM) byl běžně přítomen u psů, u vlků byl zastoupen pouze nepatrnými svalovými vlákny obklopenými vysokým množstvím pojivové tkáně. Tento sval je zodpovědný za intenzivní zvedání vnitřní části obočí. U vlků byla někde poblíž této oblasti, kde by se normálně očekával LAOM, pozorována šlacha. Vlci tak mají menší schopnost pozvednout vnitřní obočí nezávisle na uvolnění či mhouření očí – anatomický základ pro rozdíl ve vyjádření pohybu AU101. Psi produkují pohyb obočí výrazně častěji a s vyšší intenzitou než vlci. Jedinou výjimkou byl sval *retractor anguli oculi lateralis* (RAOL). Tento sval byl velmi variabilní, co se do velikosti a přítomnosti týče – jeho funkce je táhnout okraj víček k uším. I když se běžně vyskytoval u většiny vlků, byl však více užší a štíhlejší než u psa. U domácích psů se vyskytoval převážně u všech plemen – výjimkou byl sibiřský husky, který patří k více pravěkým psím plemenům, která jsou mnohem více příbuzná vlkům než jiná plemena (Kaminski et al. 2019).



Obrázek 6. Svaly obličeje u vlka (*Canis lupus*) – vpravo a psa (*Canis familiaris*) – vlevo s rozdíly v anatomii zvýrazněné červeně (upraveno dle Kaminski et al. 2019).

Tato zjištění ukazují, že selekční tlaky během domestikace formovaly anatomii obličejových svalů psů. I když se již delší dobu ví, že tvar psího těla a kosterní anatomie byly vystaveny umělým selekčním tlakům, je tu důkaz, že anatomické rozdíly jsou vidět i v měkké tkáni – což je pozoruhodný rozdíl u druhů oddělených teprve přibližně před 33 000 lety. To otevírá zajímavé otázky pro budoucí výzkum, jako například otázky týkající se druhu výběrového tlaku, který je nutný k tomu, aby se tyto anatomické rozdíly objevily v chovu psů a zda by výběr pouze pro krotkost mohl vytvořit stejný scénář (Kaminski et al. 2019).

Navíc se ukazuje, že tyto pozoruhodně rychlé svalové změny mohou být spojeny přímo s posílenou sociální interakcí s lidmi. Nejen proto, že by mohly vyvolat starostlivou reakci, ale také proto, že by mohly hrát důležitou roli během komunikačních interakcí mezi člověkem a psem (Kaminski et al. 2019).

3.3.2 Intraspecifická vizuální komunikace

Psi jsou společenský druh, který vyžaduje pravidelnou interakci, ať s ostatními psy nebo s jejich rodinami (Landsberg et al. 2013; Mariti et al. 2017). I když jsou psi schopni vokalizace, většina jejich sociální komunikace je dosahována prostřednictvím vizuální komunikace. Může se jednat o nejrůznější projevy, jako jsou držení nebo změna polohy těla, výrazy obličeje, pohyb ušních boltců, ocasu, udržováním nebo vyhýbáním se očnímu kontaktu, rozšiřováním nebo zužováním očí, napínáním nebo uvolňováním svalů, přesouváním tělesné hmotnosti, piloerekcí, odhalením zubů či příležitostně pomocí tělesného kontaktu (Landsberg et al. 2013; Hedges 2014). Tento typ komunikace je vrozený, sdílí ho prakticky všichni příslušníci daného druhu a je důležitý při navozování a udržování společenských vztahů (Landsberg et al. 2013). Avšak i to má svá úskalí, štěňata či psi se musí nejprve naučit pravidlům jejího používání – ať od ostatních štěňat či psů, i přesto, že je tato komunikace vrozená. Až poté, co se naučí tato pravidla, se stane nedílnou součástí jejich chování (Hedges 2014).

Při vizuální komunikaci je nutná blízkost a přímé interakce mezi jednotlivci (Siniscalchi et al. 2013b; Wells 2017). Během setkání dvou psů jsou první vnímané vizuální signály velikost a držení těla, které poskytují počáteční informace o záměrech druhého jedince (Bradshaw & Rooney 2016). Psi mohou sdělovat sebevědomí, ostražitost nebo ohrožení tím, že zvyšují svou tělesnou velikost, vytahují se do celé své výšky a zvyšují napětí tělesných svalů (Handelman 2008). Ocas je pro intraspecifickou signalizaci také velmi důležitý (Hecht & Horowitz 2015). Specifická zbarvení a vzory (jako je kontrastní špička) ocasu, se pravděpodobně vyvinuly pro zlepšení intraspecifické komunikace. Informace jsou ocasem sdělovány prostřednictvím změn jeho výšky a pohybu – to poskytuje údaje o psích motivačních stavech včetně přívětivosti, hravosti, strachu, poddajnosti, dominance či agrese (Fox 1971; Leaver & Reimchen 2008; Hecht & Horowitz 2015). Důležitost a složitost těchto signálů závisí také na společenském postavení. Rozhodujícím aspektem vizuální intraspecifické komunikace je to, že psi jsou zřejmě schopni detekovat asymetrie pohybu ocasu jiných psů, a nepřímo tak odvodit jejich emocionální stav (Siniscalchi et al. 2013b). Na základě těchto signálů se může příjemce rozhodnout, zda ustoupit, ignorovat a neukazovat žádnou změnu v chování nebo se naopak přiblížit a interagovat s odesílatelem. Zde je pak otázka, jaký způsob přiblížení zvolit. Pokud jsou však psi na vodítku, jejich rozhodování a šance na interakce se výrazně snižují. Částečně v důsledku fyzického omezení, ale také proto, že je snižena schopnost zobrazovat a prohlížet si signály druhého jedince (Bradshaw & Rooney 2016).

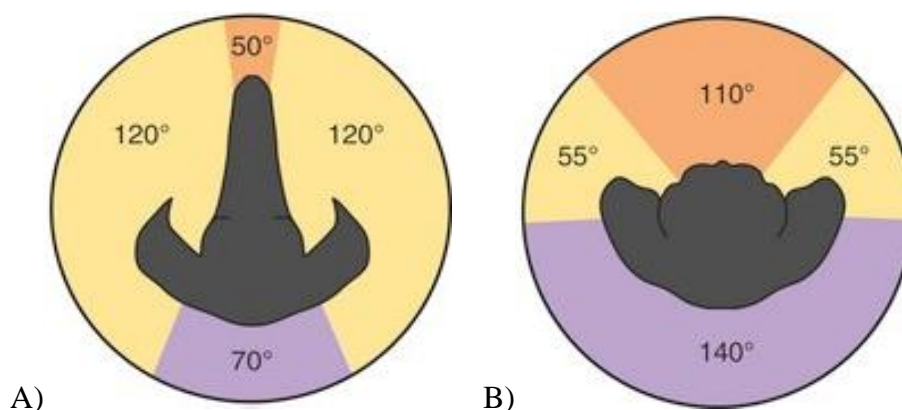
Fáze vizuální komunikace

1. Odesílatel vytváří signál pro zahájení interakce
2. Otázka pozornosti příjemce – Sleduje signalizaci? Je připravený přijmout signál?
3. Odesílatel vysílá signály
4. Příjemce přijímá a reaguje – odesílatel získává odpověď (Miklósi 2015)

Psi jsou schopni se soustředit pouze na objekty vzdálené více než 50 cm od jejich očí, zatímco bližší objekty vypadají rozmazaně. Proto je vidění na blízkou vzdálenost často doprovázeno použitím čichu nebo chuti (Bradshaw & Rooney 2016). Jak již bylo zmíněno, zorné pole psa je kolem 240°. U průměrného psa činí překrytí zorných polí obou očí asi 40° až 60° (Miklósi 2015). Existují však mezi plemeny velké rozdíly, a to díky rozsáhlé variabilitě tvaru lebky (Bradshaw & Rooney 2016). Psi, kteří mají dlouhý čenich, tzv. dolichocefalický, mají oči posazené více do strany, a proto mohou mít i širší zorné pole (až 270° – například chrti). Tito psi mají mnohem rozsáhlejší periferní vidění. Psi s plochým čenichem, tzv. brachycefalickým, jako je mops nebo pekinéz, mají oči orientované více dopředu a širší binokulární zorné pole (Miklósi 2015). Schopnost zaostřit a sledovat cílový objekt záleží částečně na úhlu, v jakém obraz předmětu dopadá na žlutou skvrnu – což je místo nejostřejšího vidění. Většina psů s dlouhou lebkou žlutou skvrnu nemá. Oblast nejostřejšího vnímání obrazu na sítnici má ve skutečnosti tvar horizontálního pruhu (Miklósi et al. 2019). Kromě toho existuje u psů velké množství dědičných očních chorob, z nichž mnohé vykazují predispozice u konkrétních plemen a mohou omezit jejich vizuální schopnosti (Bradshaw & Rooney 2016).

Také výškové rozdíly různých plemen ovlivňují vizuální perspektivy také a potencionálně působí i na jejich schopnost komunikovat (Bradshaw & Rooney 2016). Rozložení tělesné hmotnosti psa nabízí nenápadné, přesto důležité informace. Pes s váhou posunutou dopředu,

horní část těla přitisknutou k předním nohám – projevuje zájem, sebevědomí nebo ostražitost. Pokud se pes nakloní směrem k jinému psovi a druhý pes se odkloní zpět, odvrátí zrak nebo uhne – znamená, že druhý pes se vyhýbá konfliktu (Hecht & Horowitz 2015). Při bližší vzdálenosti může následné chování ovlivnit také například individuální posouzení a paměť minulých interakcí (a to jak vizuální, tak čichové i hmatové informace). V každé fázi účastníci upravují své chování podle signálů, které jim dává jejich partner (společník), a proto signály obecně slouží k maximalizaci šancí na pozitivní přátelské setkání, které by následovalo, a minimalizaci rizika konfliktu nebo zranění (Bradshaw & Rooney 2016). Jak již bylo zmíněno výše, jednotlivé signály proto nelze číst jednotlivě. Všechny signály, které pes vysílá, musí být posuzovány společně a výklad by se měl vytvořit z jejich společného, tzv. „kombinovaného významu“ (Siniscalchi et al. 2018a).



Obrázek 7. Zorné pole psa – A) porovnání dolichocefalické (př. barzoj) a B) brachycefalické lebky (př. pekínéz) (Beaver 2009).

I přes toto všechno je intraspecifická vizuální komunikace vůči interspecifické komunikaci méně známá a zkoumaná záležitost (Miklósi 2015).

3.3.3 Morfologické odlišnosti mezi plemeny psa

Moderní chov psů začal se vznikem chovatelských organizací v druhé polovině 19. století. Obecné rozdělení psů bylo určeno podle toho, k jakému účelu byli využíváni (psi lovečtí, pasterčtí nebo hlídací). To však lidem nestačilo a tvořili další a další podkategorie založené na decentnějších rozdílech v jejich funkci a chování (Miklósi et al. 2019). Toto další dělení bylo sice užitečné při plnění požadovaného úkolu, ale v nepracovních souvislostech mohlo být nežádoucí (Hecht & Horowitz 2015). A tak vlivem umělého výběru v průběhu mnoha let vznikaly změny v anatomii a morfologii psů, které snížily sociální signalizační schopnost několika plemen (Siniscalchi et al. 2018a).

Vlivem této extrémní morfologické rozmanitosti psů nejsou všechny části ani držení těla u všech psů viditelné stejně (Hecht & Horowitz 2015). Například chlupy nebo srst některých psů zabraňují viditelné piloerecti – nebo dokonce celých částí těla psů (oči, ústa, nohy) (Siniscalchi et al. 2018a). Jako příklad lze uvést psa plemene rhodéřský ridgeback, který má na zádech otočený pruh srsti, díky čemuž vypadá neustále naježen. To mu může způsobovat v komunikaci s ostatními psy velké problémy, neboť oni vnímají tento jev z jeho strany jako

hrozbu (Schlegl-Kofler 2009). Byly dokonce zaznamenány negativní vztahy ohledně srsti přes oči psa (Autier-Dérian et al. 2013). Někteří psi tak nemusí být schopni signalizovat, nebo jejich signál nemusí být zaznamenán. Toto snížení kapacity sociální signalizace je pozoruhodné, protože komunikace, stejně jako interpretace komunikačních signálů, je nedílnou součástí obměňování sociálních interakcí. V důsledku toho je třeba zvážit individuální chování psa s ohledem na to, co je pro něj možné (Hecht & Horowitz 2015; Wells 2017). Plemena s omezenějšími signalizačními schopnostmi mohou mít potíže ve velkých sociálních skupinách, protože mohou mít problémy sdělovat svůj bojový potenciál (Miklósi 2015).

Psi se při obavách často spoléhají na typické chování svého plemene, nebo si také mohou hrát různými způsoby – například podle jejich loveckého vzorce, podle kterého byli šlechtěni. Příkladem jsou třeba border kolie, které se často pronásledují, když se společensky zdraví, nebo mohou pást jiné psy, když se jich bojí, včetně štípání na patách (Hedges 2014). Plemena více podobná vlku (jako je německý ovčák nebo sibiřský husky) mají větší zásobu signálů a gest, které používají ke komunikaci s jinými psy. Dokonce mají i větší rozsah agonistického chování, ale na druhou stranu i větší rozpětí mírumilovných signálů tak jako vlci. To má za následek schopnost vyhýbat se přímým konfliktům. Naopak plemena, která se od vlčího vzoru odklonila nejvíce (příklad může být Kavalír King Charles španěl nebo francouzský buldoček), mají omezenější množství signálů a gest – konkrétně mají více signálů podřízenosti než agrese. Proto by se dalo říci, že tito psi jsou více napadáni dominantnějšími vlivem nepochopení a špatné komunikace (Goodwin et al. 1997).

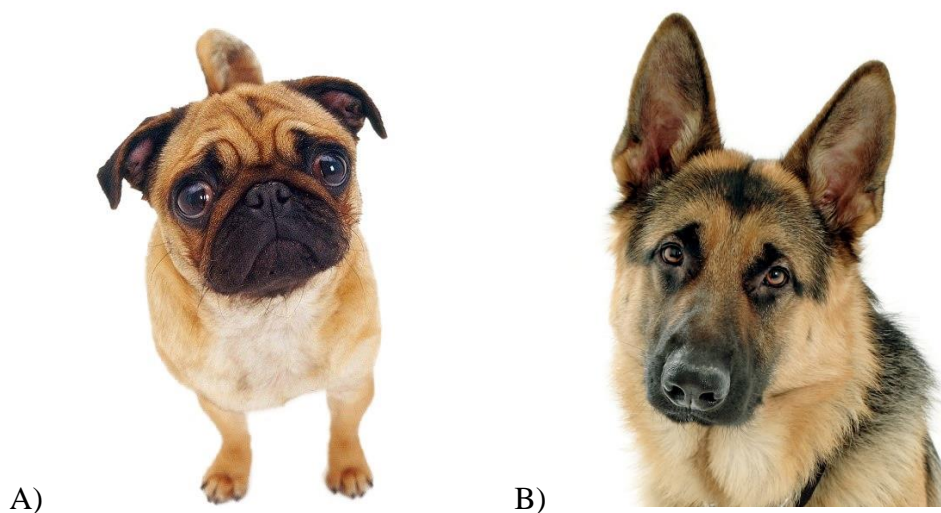
Vizuální signály, které pes používá, záleží z velké části na stavbě jejich obličeje, který se ovšem u jednotlivých plemen liší. Psi s dlouhými ušními boltci, zvrásněnou kůží, velkýma očima nebo krátkým čenichem nemohou některé signály vůbec vyjádřit. To vše ztěžuje rozpoznávání vizuálních signálů jak jiným psem, tak i člověkem (Miklósi et al. 2019). Dá se předpokládat, že nedostatek určitých typů specifických signálů vedl k rozvoji alternativního chování, které přebírá komunikační roli, nebo v jiných případech je komunikační funkce v určitém kontextu ohrožena (Miklósi 2015). Komunikace mezi psy se sklopenýma či povislýma ušima není jednoduchá. Povislé uši zhoršují sluch, ale mají také značně sníženou schopnost fungovat jako vizuální signály (Miklósi 2015). Když jsou uši vzpřímené, jsou podstatně lépe patrné. Změny tvaru a polohy boltce jsou jasně vidět i na větší vzdálenost (Coren 2007). Například anglický špringršpaněl, který má povislé uši, může posunout základnu uší pouze dozadu, takže tento signál není tak znatelný, jako by byl u psa se vztyčenýma ušima (příkladem je německý ovčák) (Hedges 2014). Ačkoli jsou tyto signály méně výrazné a je snížena jejich viditelnost, i tak se psi se sklopenýma ušima naučili vyjadřovat své pocity a záměry (viz Obrázek 8) (Coren 2007).



Obrázek 8. Základní polohy ušních signálů u psů se sklopenýma ušima (Coren 2007).

Lidé však potřebovali jít ještě dál, a tak začali uši chirurgicky upravovat kupírováním. V některých případech byl boltec zkrácen celý, čímž se ještě více zhoršily vyjadřovací schopnosti psů se sklopenýma ušima, a dokonce se znemožnila komunikace mezi psy. Týkalo se to hlavně plemen boxerů, dobrmanů, rotvajlerů nebo německých dog. Pro psy je složitější pak rozpoznat přátelská gesta a nezaměňovat je s varováním před případnou agresí (Miklósi et al. 2019). Proto je třeba mít na paměti, že někteří psi se mohou pokoušet vyslat signál, který ale nemusí být vidět (buď ho psi nemohou produkovat, nebo není dostatečně viditelný), aby si ho ostatní mohli všimnout (Hedges 2014).

Současně, vlivem morfologických změn, došlo ke změnám také ve struktuře obličejových svalů (např. tvaru hlavy), což vedlo opět ke snížené kapacitě vyjadřování mimiky (Miklósi 2015). Kratší čenich zřejmě zvyšuje frekvence, s nimiž jsou některé společenské signály vysílány nebo vyvolávány jinými psy (Autier-Dérian et al. 2013). Zejména brachycefalickým psům chybí vysoce flexibilní nebo výrazná tvář – jako má například německý ovčák (viz Obrázek 9) (Hecht & Horowitz 2015).



Obrázek 9. Porovnání A) tváře mopse (brachycefalického plemene) (<https://www.warrenphotographic.co.uk/06843-apricot-pug-bitch-looking-up>) a B) tváře německého ovčáka (<https://thelabreport.co.uk/2016/02/16/german-shepherd-has-resting-bitch-face/>).

Šlechtění těchto plemen (jako je například mops) se odrazilo jak v poloze očí – brachycefalické lebky mají oči více orientované dopředu (Miklósi 2015), tak i ve struktuře sítnice a oblasti nejostřejšího vnímání obrazu. Ta je podobná žluté skvrně, tedy kulatá (Miklósi et al. 2019). Významný rozdíl mezi dolichocefalickými a brachycefalickými plemeny je v rozložení gangliových buněk sítnice. Gangliové buňky u brachycefalických plemen se vyskytují centrálněji v sítnici (Gácsi et al. 2009). Vzhledem k tomu, že u jiných druhů takové uspořádání obvykle koreluje s umístěním sítnice s největší zrakovou ostroží (Gácsi et al. 2009). McGreevy et al. (2003) naznačili, že brachycefalická plemena by mohla reagovat nejvíce na podněty v centrálním poli (tj. při pohledu dopředu), protože jsou méně rušena vizuálními podněty z periferního pole.

I u ocasu, který je řazen do psí komunikace, existují plemenné rozdíly, a i v tomto případě lidé zasahovali do postavení a tvaru ocasu psa – konkrétně kupírováním u různých plemen (Miklósi et al. 2019). Takto zkrácený ocas se běžně vyskytuje přibližně u třetiny všech uznaných plemen domácích psů z různých historických i současných důvodů (Bennett & Perini 2003). Například kupírování ocasů u plemen, která se musí prodírat hustou vegetací, trním nebo skalnatým terénem – jako jsou například lovecká plemena, je procedurou ochrany proti poškození ocasu (Miklósi et al. 2019). Vzhledem k tomu, že ocas je důležitý pro intraspecifické interakce, existuje obava, že kupírování snižuje schopnost psa účinně komunikovat s ostatními jedinci (Bennett & Perini 2003; Mellor 2018). Problémy vznikají proto, že tvar ocasu a poloha požadovaná chovateli mohou podávat lidem i jiným psům falešné informace. Ať už se jedná o přistříhování určité části nebo celého ocasu štěňatům krátce po narození (Miklósi et al. 2019). Hodnocení účinku délky ocasu při setkáních mezi psy je náročné kvůli obrovské složitosti a variabilitě přítomné v interakcích psů (Miklósi 2015). Leaver & Reimchen (2008) provedli výzkum, kde použili dálkově ovládaný model psa v životní velikosti, u kterého mohli manipulovat s pohyby a délkou ocasu. Jak se očekávalo, menší psi byli opatrnější, když přistupovali k umělému psovi. Větší psi přistupovali k replice častěji a také rychleji, pokud měl umělý pes dlouhý, vrtící ocas. Zdá se, že i přes morfologické variace ocasů a jejich pohybů se většina psů spoléhá na komunikační funkci tohoto signálu. Uměle zkrácené ocasy brání psům účinně komunikovat, a to může být zvláště problematické v případě sporů (Mellor 2018). Přestože kromě ocasu existují i další vizuální signály, které naznačují motivační stav (Fox 1971), výsledky odpovídají hypotéze, že kupírování psího ocasu může narušit intraspecifickou komunikaci (Leaver & Reimchen 2008). Nicméně behaviorální účinky kupírování nebyly dosud dobře zkoumány a otázka kupírování ocasu zůstává rozporuplná (Bennett & Perini 2003). I když Mellor (2018) tvrdí, že kupírování může výrazně bránit jednoznačným interakcím mezi různými psy a mezi psy a lidmi, dospívá k závěru, že kupírování psích ocasů by mělo být zakázané v jakémkoli věku. Je známo, že psi velice dobře vizuálně rozlišují psa, jakožto svůj druh ve srovnání s lidmi nebo jinými živočišnými druhy (Autier-Dérian et al. 2013). Z toho vyplývá, že pes díky značné morfologické rozmanitosti může být vystaven významným omezením při intraspecifické vizuální komunikaci (Miklósi 2015).

3.4 Interspecifická vizuální komunikace psa s člověkem

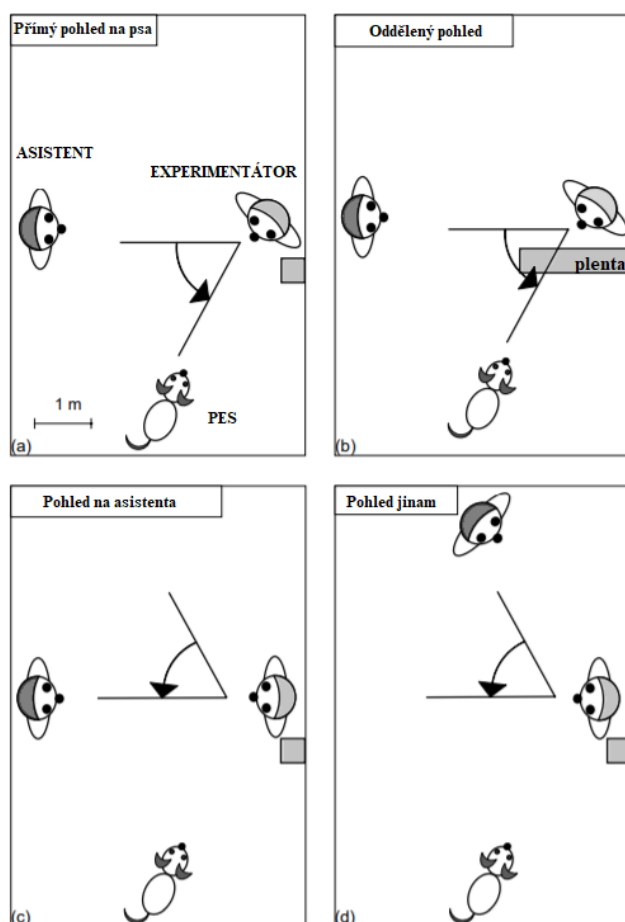
3.4.1 Schopnost psa vizuálně komunikovat s člověkem

Komunikace pes-člověk získala v posledních dvaceti letech rostoucí zájem (Siniscalchi et al. 2018a). Člověk používá naprosto unikátní komplex komunikačních prostředků, který se velmi liší od způsobu komunikace psovitých šelem (Miklósi et al. 2019). Během procesu domestikace byli psi vybíráni pro řadu sociálně-kognitivních schopností (Hare et al. 2002), a tak se postupem času prohlubovala závislost psa na člověku (Miklósi et al. 2019). Jestliže psi měli do lidské společnosti zapadnout, museli se přizpůsobit komunikační síti člověka (Virányi & Range 2014) tím pádem představují zvláštní případ, protože se dokážou učit nejen od ostatních psů, ale jsou schopni rovněž přijímat a využívat informace a náležitě na lidské signály reagovat (Miklósi et al. 2019).

Když psi komunikují s lidmi, používají stejný repertoár signálů, který uplatňují také při intraspecifické komunikaci. I přesto se kontexty a významy některých signálů mohly změnit. Například zvedání tlapky, lísnání se, olizování, upřené pohledy, nízké držení ocasu a uší se používají v interspecifické komunikaci k upoutání pozornosti nebo k uchlácholení člověka, který vypadá úzkostlivě, zneklidněně nebo cítí hněv (Bradshaw & Rooney 2016). Vzhledem k domestikaci, kterou prošli, mají psi sklon obracet se se zvýšenou pozorností ke svým lidským partnerům. V mnoha situacích psi věnují méně pozornosti svým druhovým kolegům, než je tomu například u vlků (Miklósi et al. 2019). Navíc další experimenty ukázaly, že někteří psi se raději a více spoléhají na lidská gesta v úkolu s dvěma možnými výběry, i když mají protichůdné vizuální nebo čichové informace. To naznačuje, že lidská gesta jsou pro ně mnohem významnější (Szetei et al. 2003; D'Aniello et al. 2016). V posledních letech se také ukázalo, že lidská pozornost ovlivňuje a zvyšuje produkci psích výrazů obličeje. Tento důkaz poukazuje na schopnost psů jednat odlišně podle pozornosti člověka ve vzájemné interakci, a co je důležitější, poukazuje na komunikační záměr psů produkovat výrazy obličeje (Siniscalchi et al. 2018a). Jako flexibilní signály k upoutání lidské pozornosti se používají zejména „projevy jazyka“ a „vnitřní zvedáč obočí – AU101“. Například „zvedání obočí“ u lidí vyvolává vrozenou tendenci reagovat (Kaminski et al. 2017). Upoutání pozornosti lze odhalit v situacích, kdy jsou psi vystaveni neřešitelným problémům v přítomnosti člověka. Za těchto okolností psi vykazují mnoho forem chování (ať už zírání nebo střídání pohledů) k nasměrování lidské pozornosti na sebe nebo na problém, který je třeba vyřešit (Topál et al. 2009). Pokud to nepomůže, pak mohou přidat i vokalizaci nebo tělesný kontakt – tzv. „upozorňovací chování“ (Miklósi 2015). Srovnávací pokusy naznačily, že tento vzorec chování se objevuje více u psů než u ručně odchovaných vlků (Miklósi et al. 2003; Virányi et al. 2008). Existují také náznaky, že preference dívat se na člověka se u psů vyvíjí velmi brzy ve srovnání s vlky (Gacsi a kol., 2005). Také se zjistilo, že u psů se sklon k ohlédnutí liší mezi skupinami plemen (Passalacqua et al. 2011; Konno et al. 2016) a má genetický základ (Persson et al. 2015). Avšak současné výsledky poukazují na to, že sklon k ohlédnutí nemusí být nutně přímým následkem domestikace, ale potenciálním chováním, které vzniká jako důsledek toho, že zvířata jsou přijímána lidmi jako sociální partneři (Marshall-Pescini et al. 2017).

Jak již bylo zmíněno, střídání zraku slouží k nasměrování druhého k něčemu, co chceme (Miklósi 2015). Toto chování je často pozorováno v situacích, kdy psi při hledání skryté potravy

čelí překážkám. Rychlý pohled psa, který se střídá mezi pohledem na člověka a pohledem na jídlo, vyvolává dojem, že pes chce zaměřit pozornost příjemce na umístění jídla (Miklósi et al. 2000; Gaunet 2010; Kaminski et al. 2011; Lakatos et al. 2012). Dalším příkladem může být pes, který nemá přístup k požadovanému předmětu, střídá pohledem mezi daným předmětem a blízkou osobou (tj. chování, které psi provádějí, když se míček nachází pod gaučem a my ho za ně musíme vyndat) (Hecht & Horowitz 2015). Psi si všímají pozorného stavu lidí, zejména kam je orientovaná hlava (směr tváře), tělo (Schwab & Huber 2006) a také rozlišují otevřené a zavřené oči (Topál et al. 2009). Virányi et al. (2004) prováděli různé experimenty s udělováním příkazů a zkoumala se psí připravenost uposlechnout příkaz. Výsledky ukázaly, že nejčastější uposlechnutí bylo, když na ně byl směřován přímý pohled. Nejméně ochoty splnit daný příkaz bylo v situaci, kdy veškerá orientace byla zaměřena na jinou osobu. Mírně zvýšený sklon ke spolupráci byl v ostatních situacích (viz Obrázek 9) (Virányi et al. 2004).



Obrázek 10. Schéma experimentu za různých příkazových podmínek – (a) Pohled s příkazem směřuje na psa. (b) Příkaz je zaměřen na psa, ten však instruktora nevidí (je za plentou). (c) Pohled i příkaz směřují k druhé přítomné osobě. (d) Pohled i příkaz směřují mimo – „do prázdna“. Šipka označuje pohyb hlavy experimentátora před vydáním příkazu. Přerušovaná čára označuje linii pohledu předtím, než je dán příkaz. Neporušená čára označuje linii pohledu, když byl příkaz vydán (upraveno dle Virányi et al. 2004).

Psi tedy projevují střídavý pohled, používají specifické signály k nasměrování pozornosti druhého na sebe, jsou ovlivněni přítomností/ nepřítomností publika, k získání pozornosti přizpůsobují své chování dle směru pozornosti příjemce. Kromě toho psi přetrvávají v komunikaci tak dlouho, dokud nedosáhnou svého cíle, a také mohou upravit svou signalizaci, pokud se zdá, že komunikace selhává (Miklósi 2015). Dalším důležitým aspektem vizuální komunikace mezi psem a člověkem je schopnost vnímat emoce ostatních jedinců vyjádřené jejich tvářemi (Siniscalchi et al. 2018a). Existují rozsáhlé důkazy, že psi jsou schopni rozpoznat nejen směr lidského pohledu a jejich pozornost, ale také dokáží při pohledu na lidskou tvář rozpoznat emoční stav (čili se mohou naučit například odlišit šťastné tváře od rozzlobených) (Müller et al. 2015; Albuquerque et al. 2016; Somppi et al. 2016). Nedávná studie ukázala, že emocionální podněty sdělované lidskými tvářemi jsou psím mozkem asymetricky zpracovávány. Zjistilo se, že psi jsou citliví na lidské tváře vyjadřující šest základních emocí (hněv, strach, štěstí, smutek, překvapení, znechucení a neutrálnost). Dále bylo prokázáno, že dominantní role pravé hemisféry je v analýze tváří vyjadřujících emoce „hněv“, „strach“ a „štěstí“, naopak specializace levé hemisféry je při vyjádření „překvapení“ (Siniscalchi et al. 2018b). To, že psi ovládají vnímání lidských emocí, jim umožňuje přizpůsobit chování během každodenních interakcí s lidmi a vhodně na ně reagovat (Siniscalchi et al. 2018a). Albuquerque et al. (2018) uvádí, že psi olizují ústa častěji, když člověk projevuje negativní výrazy ve srovnání s pozitivními. Důkazy naznačují, že psi vnímají negativní valenci lidských emocí, zvyšovanou úrovní stresu, že na ni adekvátně reagují a projevují chování používané v intraspecifické komunikaci, aby „uklidnili“ odesílatele (Albuquerque et al. 2018; Siniscalchi et al. 2018b). Také dokáží upravit své chování k neznámému nebo nejednoznačnému předmětu či situaci pomocí lidských emocionálních výrazů, zejména pokud jsou poskytovány jejich majitelem – psi raději přistupují k neznámému, pokud člověk vyjadřuje štěstí a klid. Naopak se drží stranou, když se člověk něčeho bojí nebo má k něčemu odpor (Merola et al. 2012; Merola et al. 2014). Psi se také aktivně pokoušejí zapojit do získávání informací, a tak střídají svůj pohled mezi předmětem či cizí osobou a majitelem. Tato zjištění prokazují existenci sociálního odkazování u psů (Merola et al. 2012; Siniscalchi et al. 2018a).

Jak již bylo řečeno, psi převážně využívají své druhově specifické signály v interakci s člověkem, ale také mohou vyvinout nové vzorce chování se signalizační funkcí v důsledku života v intraspecifických sociálních skupinách (Miklósi 2015). Příkladem je tzv. „guilty look“ – neboli „provinitý pohled“ (viz Obrázek 10). Majitelé psů a média tvrdí, že tento pohled údajně svědčí o tom, že pes ví, že udělal něco špatného (Horowitz 2009; Hecht et al. 2012; Ha & Champion 2019). Pro majitele je „provinitý pohled“ jasný: pes ztuhne, přibližuje se nebo ustupuje se skličujícím postojem; předvede tiché a rychlé kvílení; stáhne uši; zastrčí ocas; začne se olizovat; převalí se na záda nebo zvedne tlapu (Horowitz 2009; Hecht et al. 2012). Téměř 74 % majitelů psů tvrdí, že jejich psi cítí vinu, mnohem více než majitelé jiných společenských zvířat (například 36 % koní a 35 % koček) (Morris et al. 2007). Výzkum ukazuje, že u psů je skutečnost jiná (Hecht & Horowitz 2015; Ha & Champion 2019). Pes pravděpodobně reaguje na to, co člověk cítí (například hněv), když zjistí, že udělal nějaký prohřešek. Jakmile pes začne projevovat typické chování, člověk v něm ihned čte „pocit viny“ (spíše než strach či úzkost). Je to proto, že lidé přisuzují psům lidské emoce, úmysly a reakce (Ha & Champion 2019). Psi se zdají být „vinni“, když jim majitelé nadávají, bez ohledu na to, zda oni sami prohřešek provedli (Horowitz 2009). Navíc vypadají provinile i v případech „nedopatření“, které sami neprovedli

(Vollmer 1977), čímž se zpochybňuje, že pes zná nevhodnost skutku (Hecht & Horowitz 2015). Horowitz (2009) dospěla k závěru, že toto psí chování se nejlépe interpretuje jako strachová reakce psů na plísnění. Ostojic et al. (2015) naznačují, že při absenci plísnění v jejich experimentu nebyla u psů vyvolána „vina“. Tato zjištění by tedy mohla podpořit hypotézu, že „provinilý pohled“ vypovídá o tom, jak člověk dříve na podobné prohřešky reagoval, stejně tak vypovídá o psím očekávání, jak člověk bude v aktuální situaci reagovat – jako je plísnění nebo jiné negativní reakce (Ostojic et al. 2015; Ha & Champion 2019).

I přes tato zjištění není v současné době na dané téma dostatek výzkumu (Ha & Champion 2019).



Obrázek 11. Ukázka „provinilého pohledu“ u psů A) (<https://veteriankey.com/1-introduction-to-dog-behavior/>); B) (Powis & Partners 2020).

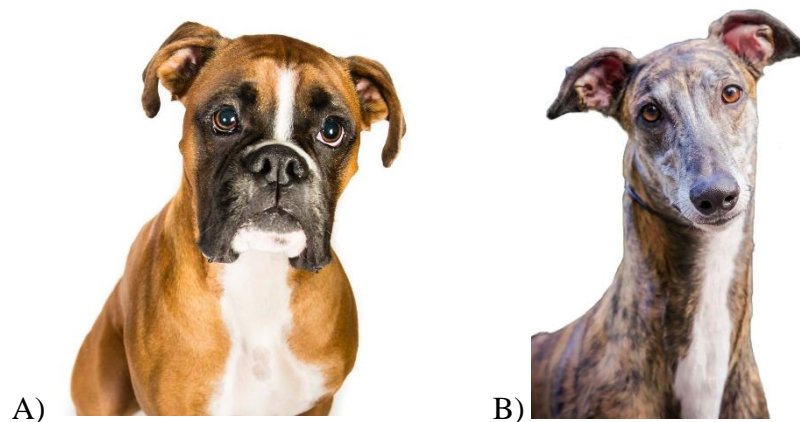
3.4.2 Schopnost psa porozumět lidským vizuálním signálům

V přechozí kapitole bylo poukázáno na to, že psi mají schopnost porozumět lidským vizuálním signálům. Několik studií uvedlo, že psi jsou velice obratní při interpretaci komunikačního záměru člověka tím, že chápou a rozumí ostenzivně-referenční povaze specifických signálů (mezi tyto signály patří například gesta, oční kontakt nebo přímá řeč) (Kaminski et al. 2012; Téglás et al. 2012, Miklósi & Topál 2013; Bradshaw & Rooney 2016, Savalli et al. 2016). Ostenzivně-referenční signály jsou charakteristickým prvkem lidských komunikačních interakcí, které vyjadřují záměr odesílatele – konkrétně zahájit komunikační interakci (Topál et al. 2014). Nedávno bylo také publikováno, že psi mohou během každodenních interakcí s lidmi používat až 19 různých referenčních gest a vyvolávat vhodné reakce lidí (Worsley & O’Hara 2018). Schopnost psů rozpoznávat lidské ostenzivní signály naznačuje vysokou míru přizpůsobení se sociálnímu prostředí člověka (Siniscalchi et al. 2018a). Psi hodnotí stejné chování odlišně, a to podle přítomnosti těchto podnětů, které mu buď předchází, nebo ho doprovází (Kaminski et al. 2012; Siniscalchi et al. 2018a).

Domácí psi chápou lidskou gestickou komunikaci tak, jak ostatní druhy zvířat ne (Hare et al. 2002; Kaminski et al. 2012; Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Vědecká zjištění naznačují, že psi jsou velmi obratní v používání polohování jako komunikačního gesta k nalezení potravy. Ať už pouhým ukázáním směru (rukou nebo nohou, popřípadě při zkříženém postoji), ukloněním, přikývnutím nebo méně nápadným natočením ruky či hlavy.

Dokonce stačí i nejjemnější signály jako je mírné naklonění hlavy a pohyb očí pro označení místa (Kaminski et al. 2012; Kaminski & Nitzschner 2013; Siniscalchi et al. 2018a). V podobném testu bylo zjištěno, že psi dovedou využít signály prozrazující polohu potravy čtyřikrát lépe než opice. Dokonce byli i dvakrát přesnější než děti, ačkoli experimentátora neznali (Hare et al. 2002). Také se ukázalo, že během tréninku psi dávají větší přednost signálům rukou než slovům (Bradshaw & Rooney 2016). Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, ukázalo se, že mladí psi jsou lepší než ručně odchovaní vlci (Miklósi et al. 2003) a výkonnost psů v těchto ukazovacích experimentech lze přirovnat k 1,5 – 2letým dětem (Lakatos et al. 2009). Udell et al. (2008) však přišli s výsledky, že když se ručně odchovaní vlci podrobí intenzivní socializaci a výcviku, jsou schopni na tato gesta reagovat s podobnou intenzitou jako psi.

Využití těchto gest je možno pozorovat také při práci, jež vyžaduje neustálou spolupráci s člověkem. Příkladem mohou být pastevecká plemena, která umí mnohem lépe číst komunikační signály lidí. Tito psi například snáze pochopí ukazovací gesto, jímž člověk označí místo, kde se nachází skrytý předmět než psi patřící k plemenům, kteří řeší úkoly samostatně – jako jsou například plemena lovecká. Tuto schopnost, reagovat na lidská gesta, ovlivňují i morfologické rozdíly mezi plemeny. Plemena psů s krátkou lebkou (brachycefalická), příkladem mohou být boxeré, bývají v těchto situacích úspěšnější než plemena s dlouhou lebkou (dolichocefalická), jako jsou greyhoundi, protože pozice očí jim umožňuje lépe se soustředit na objekt před sebou a neruší je dění v okolí (Miklósi et al. 2019).



Obrázek 12. Porovnání postavení očí brachycefalického plemene A) – boxer (<https://pawderosaranch.com/breed-spotlight-boxers/boxer-dog-close-up/>) a dolichocefalického plemene B) – greyhound (upraveno dle <https://www.grishakova.com/Other/Neskuchniy-sad-2012/i-DvhKQX6/A>).

Mezi lidskými ostenzivními signály představuje oční kontakt ten nejdůležitější a nejúčinnější (viz také kapitola 3.4.1) (Kaminski et al. 2012; Siniscalchi et al. 2018a). Od útlého věku psi projevují spontánní tendenci dívat se do lidské tváře a navazovat oční kontakt (Virányi et al. 2008; Miklósi et al. 2019) v celé řadě souvislostí – ať už při neřešitelných úkolech nebo při žebvání o jídlo (Miklósi et al. 2000; Huber et al. 2013; Konno et al. 2016). Jak již bylo zmíněno v kapitole 3.3.1, psi využívají oční kontakt ke komunikaci s lidmi jinak než v intraspecifické komunikaci (při níž představuje jasný hrozící signál – viz kapitola 3.2.2)

(Virányi et al. 2008; Bradshaw & Rooney 2016; Siniscalchi et al. 2018a). V mezidruhové komunikaci usnadňuje a zlepšuje navazování vztahu a je zásadní pro společenskou interakci pes-člověk. Nedávný výzkum také naznačuje, že vzájemný pohled mezi majitelem a jeho psem může indikovat jejich pevný vztah a silnou náklonnost (Siniscalchi et al. 2018a; Kaminski et al. 2019). Oční kontakt jim rovněž pomáhá zjistit, kdy je na ně komunikace zaměřena a také, kdy je pro ně důležitá. Psi mají tendenci ignorovat lidská gesta, když nevidí lidské oči (neboli mají-li lidé například zavázané oči, psi mají potíže s rozpoznáním toho, co po nich člověk chce) (viz kapitola 3.6.1) (Landsberg et al. 2013; Kaminski et al. 2019). Dalo by se říci, že tento vzájemný pohled se jeví jako charakteristický znak jedinečného vztahu mezi oběma druhy během lidské kulturní evoluce (Kaminski et al. 2019).

V souvislosti s očním pohledem mezi psem a člověkem bylo zjištěno, že psi při pohledu na neutrální obličej raději používají levé oko, nicméně tento efekt byl přítomen pouze v případě lidských obličejů. Naopak, když si psi prohlíželi fotky psů, chyběl (Guo et al. 2009). Podobně takto i lidé směřují pohled do tváře jiného člověka během komunikace (Gilbert & Bakan 1973; Rhodes 1985; Nicholls & Roberts 2002; Butler et al. 2005; Niemeier et al. 2007). Bohužel v případě psů skutečný význam laterality při zpracování tváří zůstává zatím skryt (Miklósi 2015).

4 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo podat ucelený souhrn znalostí týkajících se vizuální komunikace psa se zaměřením na intraspecifickou komunikaci a interspecifickou komunikaci s člověkem. Do vizuální komunikace spadají mimické signály, konkrétně oči (např. pohled z oka do oka, odvrácení pohledu, rozšíření očí a zornic), tlamy (např. napjatost, otevřenost/uzavřenost tlamy, pozice pysků, zívání či olizování), různé pozice uší, postavení a pohyb ocasu a také těla (např. velikost, piloerectce). U psů se díky velké mezi-plemenné rozmanitosti objevuje vysoká variabilita ve tvaru a velikosti očí, uší, těla a ocasu. Z literatury je známo, že oči představují zřejmě nejvýznamnější vizuální signál, nicméně současné poznatky týkající se uší a oblasti tlamy nejsou jasné. Podobně pohyb či vrtění ocasu z pohledu laterality, případně zkrácený (kupírovaný) ocas, nejsou rovněž v rámci intraspecifické komunikace dostatečně prostudovány.

Pes se během domestikace začal v jistých částech své vizuální komunikace od vlka vzdalovat, a to snížením množství výrazů ve tváři a naopak vytvořením „novotvarů“ jako je například objevení dvou svalů ve tváři psa (LAOM a RAOL), které se u vlka nevyskytují. I přes zmenšené množství signálů dokáží psi komunikovat s jinými na celkem dobré úrovni, avšak určité problémy lze sledovat u brachycefalických plemen. Těmto plemenům, díky extrémnímu zkrácení čenichové partie, chybí výrazná část obličeje, a tak může docházet k nesprávnému pochopení jejich záměrů. Přes veškerá tato zjištění je intraspecifická komunikace v porovnání s interspecifickou méně zkoumanou oblastí, a proto je důležité se tímto tématem více zabývat a poukázat na to, zdali i další extrémní exteriérové odchylky mohou negativně ovlivnit schopnosti psů detekovat vizuální signály.

U interspecifické komunikace je podstatným poznáním změna významu přímého pohledu na člověka, kde tento signál ztratil svou původní funkci a adaptoval se na antropogenní prostředí. Jeho součástí je také střídání pohledu, ať už k upoutání pozornosti či k nasměrování člověka na objekt a cíl zájmu. Dále pak bylo zjištěno, že i v tomto typu komunikace se objevil „novotvar“, konkrétně vznik specifického pohybu obličejového svalu kolem očí AU101, jemuž je v lidských očích přisuzován smutek či zranitelnost psa. S tímto pohybem také souvisí další signál, a to tzv. „pocit viny“ (v angličtině „guilty look“), který autoři studií vysvětlují jako pravděpodobný způsob komunikace, který může snížit negativní reakce člověka vůči psovi.

Přesto je zde stále nedostatek vědeckých prací a je zřejmé, že toto téma je v současnosti celosvětově velice aktuální.

5 Literatura

- Abrantes R. 1998. Dog Language: An Encyclopedia of Canine Behaviour. Wakan Tanka Publishers, USA.
- Albert A, Bulcroft K. 1987. Pets and Urban Life. *Anthrozoös* **1**:9-25.
- Albuquerque N, Guo K, Wilkinson A, Resende B, Mills DS. 2018. Mouth-licking by dogs as a response to emotional stimuli. *Behavioural Processes* **146**:42-45.
- Albuquerque N, Guo K, Wilkinson A, Savalli C, Otta E, Mills D. 2016. Dogs recognize dog and human emotions. *Biology Letters* (e20150883) DOI: 10.1098/rsbl.2015.0883.
- Autier-Dérian D, Deputte BL, Chalvet-Monfray K, Coulon M, Mounier L. 2013. Visual discrimination of species in dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **16**:637-651.
- Bailey G. 2003. Pes a jeho řeč. Ottovo nakladatelství, Praha.
- Beaver BVG. 2009. Canine behavior: insights and answers. 2nd ed. Saunders/Elsevier, St. Louis, Mo.
- Bennett PC, Perini E. 2003. Tail docking in dogs: a review of the issues. *Australian Veterinary Journal* **81**:208-218.
- Bradshaw JWS, Rooney N. 2016. Dog social behavior and communication. Pages 133–159 in Serpell J, editor. *The domestic dog: its evolution, behavior and interactions with people*. 2nd ed. Cambridge University Press, New York.
- Bremhorst A, Sutter NA, Würbel H, Mills DS, Riemer S. 2019. Differences in facial expressions during positive anticipation and frustration in dogs awaiting a reward. *Scientific reports* (e19312) DOI: 10.1038/s41598-019-55714-6.
- Butler S, Gilchrist ID, Burt DM, Perrett DI, Jones E, Harvey M. 2005. Are the perceptual biases found in chimeric face processing reflected in eye-movement patterns? *Neuropsychologia* **43**:52-59.
- Clutton-Brock J. 1995. Origins of the dog: domestication and early history. Pages 7-20 in Serpell J, editor. *The domestic dog: its evolution, behaviour, and interactions with people*. 2nd ed. Cambridge University Press, New York.
- Clutton-Brock J. 1999. *A natural history of domesticated mammals*. 2nd ed. Natural History Museum, London.
- Coppinger R, Coppinger L. 2001. *Dogs: A Startling New Understanding of Canine Origin, Behavior & Evolution*. Scribner, New York.

- Coren S. 2007. Co má pes na jazyku: jak porozumět psí řeči. 2. vydání. Knížní klub, V Praze.
- Coren S. 2008. Co má pes na mysli: jak pochopit psí uvažování. Knížní klub, V Praze.
- 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.
- Darwin C. 1872. The expression of emotions in animals and man. Murray **11**.
- Endler JA. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **340**:215–225.
- Feddersen-Petersen D. 2001. Hunde und ihre Menschen. Kosmos Verlag, Stuttgart.
- Fox MW. 1971. Behaviour of Wolves, Dogs and Related Canids. Jonathan Cape Ltd, London.
- Gácsi M, Győri B, Miklósi Á, Virányi Z, Kubinyi E, Topál J, Csányi V. 2005. Species-specific differences and similarities in the behavior of hand-raised dog and wolf pups in social situations with humans. *Developmental Psychobiology* **47**:111-122.
- Gácsi M, McGreevy P, Kara E, Miklósi Á. 2009. Effects of selection for cooperation and attention in dogs. *Behavioral and Brain Functions* **5**:31.
- 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.
- Gilbert C, Bakan P. 1973. Visual asymmetry in perception of faces. *Neuropsychologia* **11**:355-362.
- Goodwin D, Bradshaw JWS, Wickens SM. 1997. Paedomorphosis affects agonistic visual signals of domestic dogs. *Animal Behaviour* **53**:297-304.
- Guo K, Meints K, Hall C, Hall S, Mills D. 2009. Left gaze bias in humans, rhesus monkeys and domestic dogs. *Animal Cognition* **12**:409-418.
- Ha JC, Champion TL. 2019. Why tails wag: Umwelts, innenwelts, and canine “guilt”. Pages 33-61 in Ha JC, Champion TL, editors. *Dog Behavior: Modern Science and Our Canine Companions*. Elsevier, San Diego, CA.
- Handelman B. 2008. Canine behavior: a photo illustrated handbook. Woof and Word Press, Norwich, VT.

- Hare B, Brown M, Williamson C, Tomasello M. 2002. The Domestication of Social Cognition in Dogs. *Science* **298**:1634-1636.
- Hauser MD. 1996. The evolution of communication. MIT Press, Cambridge.
- Hedges S. 2014. Practical canine behaviour: for veterinary nurses and technicians. CABI, Wallingford.
- Hecht J, Horowitz A. 2015. Introduction to dog behavior. Pages 3-30 in Weiss E, Mohan-Gibbons H, Zawistowski S, editors. Animal behavior for shelter veterinarians and staff. John Wiley & Sons, Ames, Iowa.
- Hecht J, Miklósi Á, Gácsi M. 2012. Behavioral assessment and owner perceptions of behaviors associated with guilt in dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **139**:134-142.
- Horowitz A. 2009. Disambiguating the ‘guilty look’: Salient prompts to a familiar dog behaviour. *Behavioural Processes* **81**:447-452.
- Huber L, Racca A, Scaf B, Virányi Z, Range F. 2013. Discrimination of familiar human faces in dogs (*Canis familiaris*). *Learning and Motivation* **44**:258-269.
- Joly-Mascheroni RM, Senju A, Shepherd AJ. 2008. Dogs catch human yawns. *Biology Letters* **4**:446-448.
- Kaminski J, Hynds J, Morris P, Waller BM. 2017. Human attention affects facial expressions in domestic dogs. *Scientific reports* (e12914) DOI: 10.1038/s41598-017-12781-x.
- Kaminski J, Marshall-Pescini S. 2014. The social dog: behaviour and cognition. Elsevier/Academic Press, Amsterdam.
- Kaminski J, Neumann M, Bräuer J, Call J, Tomasello M. 2011. Dogs, *Canis familiaris*, communicate with humans to request but not to inform. *Animal Behaviour* **82**:651-658.
- 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, Schulz L, Tomasello M. 2012. How dogs know when communication is intended for them. *Developmental Science* **15**:222-232.
- Kaminski J, Waller BM, Diogo R, Hartstone-Rose A, Burrows AM. 2019. Evolution of facial muscle anatomy in dogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **116**:14677-14681.

- Konno A, Romero T, Inoue-Murayama M, Saito A, Hasegawa T, Kaminski J. 2016. Dog Breed Differences in Visual Communication with Humans. *PLoS One* (e0164760) DOI: 10.1371/journal.pone.0164760.
- Koru E, Havlicek Z, Rezac P. 2018. Incidence of dogs jumping on household members upon entering their home in comparison with holding food. *Applied Animal Behaviour Science* **209**:78-82.
- Lakatos G, Gácsi M, Topál J, Miklósi Á. 2012. Comprehension and utilisation of pointing gestures and gazing in dog–human communication in relatively complex situations. *Animal Cognition* **15**:201-213.
- Lakatos G, Soproni K, Dóka A, Miklósi Á. 2009. A comparative approach to dogs' (*Canis familiaris*) and human infants' comprehension of various forms of pointing gestures. *Animal Cognition* **12**:621-631.
- Landsberg GM, Hunthausen WL, Ackerman LJ. 2013. Behavior problems of the dog and cat. 3rd ed. Saunders/Elsevier, Edinburgh.
- Larson G, Burger J. 2013. A population genetics view of animal domestication. *Trends in Genetics* **29**:197-205.
- Leaver SDA, Reimchen TE. 2008. Behavioural responses of *Canis familiaris* to different tail lengths of a remotely-controlled life-size dog replica. *Behaviour* **145**:377-390.
- Madsen EA, Persson T. 2013. Contagious yawning in domestic dog puppies (*Canis lupus familiaris*): the effect of ontogeny and emotional closeness on low-level imitation in dogs. *Animal Cognition* **16**:233-240.
- Malm K, Jensen P. 1996. Weaning in dogs: within-and between-litter variation in milk and solid food intake. *Applied Animal Behaviour Science* **49**:223-235.
- 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* **18**:49-55.
- 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* (e46636) DOI: 10.1038/srep46636.
- McGreevy P, Grassi TD, Harman AM. 2003. A Strong Correlation Exists between the Distribution of Retinal Ganglion Cells and Nose Length in the Dog. *Brain, Behavior and Evolution* **63**:13-22.

- Mech LD, Boitani L. 2003. Wolves: behavior, ecology, and conservation. 2nd ed. University of Chicago Press, Chicago.
- Mech LD. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* **77**:1196-1203.
- Mellor D. 2018. Tail Docking of Canine Puppies: Reassessment of the Tail's Role in Communication, the Acute Pain Caused by Docking and Interpretation of Behavioural Responses. *Animals* **8**.
- Merola I, Prato-Previde E, Lazzaroni M, Marshall-Pescini S. 2014. Dogs' comprehension of referential emotional expressions: familiar people and familiar emotions are easier. *Animal Cognition* **17**:373-385.
- Merola I, Prato-Previde E, Marshall-Pescini S. 2012. Social referencing in dog-owner dyads? *Animal Cognition* **15**:175-185.
- Miklósi Á, Faragó T, Fugazza C, Gácsi M, Kubinyi E, Pongrácz P, Topál J. 2019. *Pes. Euromedia Group, Praha.*
- 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, 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, 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. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Miller PE, Murphy CJ. 1995. Vision in dogs. *Journal of American Veterinary Medical Association* **207**:1623-1634.
- Morey DF. 1992. Size, shape and development in the evolution of the domestic dog. *Journal of Archaeological Science* **19**:181-204.
- Morey DF. 1994. The Early Evolution of the Domestic Dog: Animal domestication, commonly considered a human innovation, can also be described as an evolutionary process. *American Scientist* **82**:336-347.
- Morey DF. 2010. Dogs: Domestication and the Development of a Social Bond: Domestication and the Development of a Social Bond. Cambridge University Press, Cambridge.

- Morris PH, Doe C, Godsell E. 2007. Secondary emotions in non-primate species? Behavioural reports and subjective claims by animal owners. *Cognition and Emotion* **22**:3-20.
- Müller CA, Schmitt K, Barber ALA, Huber L. 2015. Dogs Can Discriminate Emotional Expressions of Human Faces. *Current Biology* **25**:601-605.
- Murphy CJ, Zadnik K, Mannis MJ. 1992. Myopia and refractive error in dogs. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* **33**:2459-2463.
- Neitz J, Carroll J, Neitz M. 2001. Color Vision: Almost Reason Enough for Having Eyes. *Optics and Photonics News* **12**:26-33.
- Niemeier M, Stojanoski B, Greco AL. 2007. Influences of time and spatial frequency on the perceptual bias: Evidence for competition between hemispheres. *Neuropsychologia* **45**:1029-1040.
- Nicholls MER, Roberts GR. 2002. Can Free-Viewing Perceptual Asymmetries be Explained by Scanning, Pre-Motor or Attentional Biases? *Cortex* **38**:113-136.
- Ortolani A, Vernooij H, Coppinger R. 2009. Ethiopian village dogs: Behavioural responses to a stranger's approach. *Applied Animal Behaviour Science* **119**:210-218.
- Ostojić L, Tkalčić M, Clayton NS. 2015. Are owners' reports of their dogs' 'guilty look' influenced by the dogs' action and evidence of the misdeed? *Behavioural Processes* **111**:97-100.
- Packard JM, Mech LD, Ream RR. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: behavioral mechanisms. *Canadian Journal of Zoology* **70**:1269-1275.
- 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.
- Persson ME, Roth LSV, Johnsson M, Wright D, Jensen P. 2015. Human-directed social behaviour in dogs shows significant heritability. *Genes, Brain and Behavior* **14**:337-344.
- Quaranta A, Siniscalchi M, Vallortigara G. 2007. Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli. *Current Biology* **17**:199-201.
- Regnier FE. 1971. Semiochemicals—Structure and Function. *Biology of Reproduction* **4**:309-326.
- Rhodes G. 1985. Perceptual asymmetries in face recognition. *Brain and Cognition* **4**:197-218.

- Romero T, Konno A, Hasegawa T, Sueur C. 2013. Familiarity Bias and Physiological Responses in Contagious Yawning by Dogs Support Link to Empathy. *PLoS ONE* (e71365) DOI: 10.1371/journal.pone.0071365.
- Rugaas T. 2007. *Konejšivé signály aneb Na jedné vlně s vaším psem*. Plot, Praha.
- Savalli C, Resende B, Gaunet F, Graham P. 2016. Eye Contact Is Crucial for Referential Communication in Pet Dogs. *PLoS One* (e0162161) DOI: 10.1371/journal.pone.0162161.
- Serpell J. 1995. *The domestic dog: its evolution, behaviour, and interactions with people*. Cambridge University Press, New York.
- Schenkel R. 1947. Ausdrucks-Studien an Wölfen Gefangenschafts-Beobachtungen. *Behaviour* **1**:81-129.
- Schlegl-Kofler K. 2009. *Co nám říká pes? Vašut*, Praha.
- Schleidt WM, Shalter MD. 2003. Co-evolution of Humans and Canids: An Alternative View of Dog Domestication: Homo Homini Lupus? *Evolution and Cognition* **9**:57-72.
- Schwab C, Huber L. 2006. Obey or Not Obey? Dogs (*Canis familiaris*) Behave Differently in Response to Attentional States of Their Owners. *Journal of Comparative Psychology* **120**:169-175.
- Siniscalchi M, D'Ingeo S, Quaranta A. 2018b. Orienting asymmetries and physiological reactivity in dogs' response to human emotional faces. *Learn Behav* **46**:574–585.
- Siniscalchi M, D'Ingeo S, Fornelli S, Quaranta A. 2017. Are dogs red–green colour blind? *Royal Society Open Science* (e170869) DOI: 10.1098/rsos.170869.
- Siniscalchi M, D'Ingeo S, Minunno M, Quaranta A. 2018a. Communication in Dogs. *Animals* **8**:1-20.
- Siniscalchi M, Lusito R, Vallortigara G, Quaranta A. 2013b. 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. 2013a. "Like Owner, Like Dog": Correlation between the Owner's Attachment Profile and the Owner-Dog Bond. *PLoS One* (e78455) DOI: 10.1371/journal.pone.0078455.
- Somppi S, Törnqvist H, Hänninen L, Krause CM, Vainio O. 2014. How dogs scan familiar and inverted faces: an eye movement study. *Animal Cognition* **17**:793-803.

- Somppi S, Törnqvist H, Kujala MV, Hänninen L, Krause CM, Vainio O, Guo K. 2016. Dogs Evaluate Threatening Facial Expressions by Their Biological Validity – Evidence from Gazing Patterns. *PLoS One* (e0143047) DOI: 10.1371/journal.pone.0143047.
- Szetei V, Miklósi Á, Topál J, Csányi V. 2003. When dogs seem to lose their nose: an investigation on the use of visual and olfactory cues in communicative context between dog and owner. *Applied Animal Behaviour Science* **83**:141-152.
- 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.
- Tomasello M. 2010. *Origins of human communication*. MIT Press, Cambridge.
- 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.
- Topál J, Miklósi Á, Csányi V, Dóka A. 1998. Attachment behavior in dogs (*Canis familiaris*): A new application of Ainsworth's (1969) Strange Situation Test. *Journal of Comparative Psychology* **112**:219-229.
- Topál J, Miklósi Á, Gácsi M, Dóka A, Pongrácz P, Kubinyi E, Virányi Z, Csányi V. 2009. The Dog as a Model for Understanding Human Social Behavior. Pages 71-116 in Brockmann HJ, Roper TJ, Naguib M, Wynne-Edwards KE, Mitani JC, Simmons LW, editors. *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier, Burlington.
- Tovée MJ. 2008. *An Introduction to the Visual System*. 2nd ed. Cambridge University Press, UK.
- Trut LN. 1999. Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment: Foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development: The Farm-Fox Experiment. *American Scientist* **87**:160-169.
- Turnbull PF, Reed CA. 1974. The fauna from the terminal Pleistocene of Palegawra Cave. *Fieldiana: Anthropology* **63**:81–146.
- Udell MAR, Dorey NR, Wynne CDL. 2008. Wolves outperform dogs in following human social cues. *Animal Behaviour* **76**:1767-1773.
- Van der Borg JAM, Schilder MBH, Vinke CM, De Vries H, Petit O. 2015. Dominance in Domestic Dogs: A Quantitative Analysis of Its Behavioural Measures. *PLoS One* (e0133978) DOI: 10.1371/journal.pone.0133978.
- Veselovský Z. 2005. *Etologie: biologie chování zvířat*. Academia, Praha.

- 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.
- Virányi Z, Range F. 2014. On the Way to a Better Understanding of Dog Domestication: Aggression and Cooperativeness in Dogs and Wolves. Pages 35-57 in Kaminski J, Marshall-Pescini S, editors. *The social dog: behaviour and cognition*. Elsevier/Academic Press, Amsterdam.
- Virányi Z, Topál J, Gácsi M, Miklósi Á, Csányi V. 2004. Dogs respond appropriately to cues of humans' attentional focus. *Behavioural Processes* **66**:161-172.
- Vollmer PJ. 1977. Do mischievous dogs reveal their 'guilt'? *Veterinary Medicine, Small Animal Clinician* **72**:1002-1005.
- Waller BM, Peirce K, Caeiro CC, Scheider L, Burrows AM, McCune S, Kaminski J, Wade C. 2013. Paedomorphic Facial Expressions Give Dogs a Selective Advantage. *PLoS One* (e82686) DOI: 10.1371/journal.pone.0082686.
- Wayne RK. 1986. Cranial morphology of domestic and wild canids: The influence of development on morphological change. *Evolution* **40**:243-261.
- Wells DL. 2017. Behaviour of Dogs. Pages 228–238 in Jensen P, editor. *The Ethology of Domestic Animals: An Introductory Text*. 3rd ed. CABI, Boston.
- Worsley HK, O'Hara SJ. 2018. Cross-species referential signalling events in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **21**:457-465.
- Zeder MA. 2012. The Domestication of Animals. *Journal of Anthropological Research* **68**:161-190.