

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Obecná biologie



**Kristýna Kunclová**

Lateralita v lokomotorně-rotačním a sociálním chování savců  
Laterality in locomotory-rotational and social behaviour of mammals

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Marek Špínka, CSc.

Konzultant: Mgr. Eva Landová, PhD.

**Poděkování:**

Největší poděkování patří bezesporu mému školiteli Doc. Marku Špinkovi za jeho cenné rady při zpracovávání bakalářské práce, velice vstřícný přístup při konzultacích a jeho pomoc při shánění špatně dostupné literatury. Konzultantce Dr. Evě Landové bych chtěla poděkovat za konstruktivní kritiku a pomoc v závěrečné fázi psaní mé bakalářské práce.

Také bych chtěla poděkovat mé rodině, která trpělivě snášela mé skoro každodenní přednášky na téma, co zajímavého jsem se dočetla a celkově za jejich podporu.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 08. 2015

Podpis

## Abstrakt

Lateralizace mozkových struktur projevující se behaviorální lateralitou je dnes dobře známým jevem u obratlovců a její ekvivalenty nalzáme i u bezobratlých živočichů. V této práci budu pojednávat o lateralitě projevující se u savců v motorickém chování, které zahrnuje převážně preferenční používání jedné končetiny (tzv. handedness) a stranovou preferenci rotačních pohybů. V této práci bych chtěla shrnout většinu poznatků týkajících se laterality rotačních pohybů, které budou tvořit nejvýznamnější část mé bakalářské práce, na pozadí motorické laterality. Snažím se vysvětlit změny laterality v závislosti na okolních situacích a emočním nastavením jedince a uvádím příklady laterality na individuální i populační úrovni u savců.

Klíčová slova: Lateralizace, Motorická lateralita, Rotační asymetrie, Preference končetiny, Individuální lateralita, Populační lateralita, Savci

## Abstract

Lateralization of brain structures manifesting behavioral laterality is a known phenomenon among vertebrates, and their equivalents are also found in invertebrates. In this paper, I will review motor laterality in mammals, which includes mainly preferential use of one limb/paw (Handedness) and spatial preferences in rotational behavior. In this work, I will summarize laterality of rotational behavior, as the most important part of my paper, within the larger scope of motor laterality. I will offer some explanations of laterality changes depending on the surrounding circumstances, and the emotional setting of individuals and present examples of laterality at the individual and population levels in mammals.

Keywords: Lateralization, Motor laterality, rotational/turning asymmetries, Handedness, Forelimb preference, Individual laterality, Population laterality, Mammals

# Obsah

Obsah	1
1. Úvod a cíle práce	2
2. Vymezení pojmů	2
3. Lateralita chování	3
3.1. Proč je vlastně lateralita výhodná - adaptivní hodnota	3
3.2. Ontogenetický vývin laterality	5
3.3. Pohled na evoluci motorické laterality	7
4. Motorická lateralita	9
4.1. Lateralita na individuální úrovni	10
4.1.1. Individuální lateralita ovlivněná pohlavím	11
4.1.2. Individuální lateralita v souvislosti s jinými individuálními rozdíly v chování	12
4.2. Ontogenetické změny v expresi laterality	13
4.3. Souvislost motorické laterality s jinými aspekty laterality	14
4.4. Změna laterality v závislosti na okolních situacích	15
4.4.1. Změny laterality v sociálním chování	15
4.4.2. Změny laterality v závislosti na environmentálních podmínkách	17
4.5. Lateralita na populační úrovni	18
4.6. Shrnutí	20
5. Lateralita v rotačním chování	20
5.1. Rotace celého těla	20
5.1.1. Lateralita na individuální úrovni	21
5.1.1.1. <i>Individuální lateralita ovlivněná pohlavím</i>	21
5.1.1.2. <i>Individuální lateralita v souvislosti s jinými individuálními rozdíly v chování</i>	22
5.1.2. Ontogenetické změny v expresi laterality	22
5.1.3. Změna laterality v závislosti na okolních situacích	23
5.1.3.1. <i>Změny laterality v sociálním chování</i>	23
5.1.3.2. <i>Změny laterality v závislosti na environmentálních podmínkách</i>	24
5.1.4. Lateralita na populační úrovni	25
5.2. Rotace částí těla	27
5.3. Souvislost laterality rotací s jinými aspekty laterality	29
5.4. Neuroanatomické a neurohormonální pozadí laterality rotačních pohybů	30
5.5. Tabulka prací	31
5.6. Shrnutí	34
6. Závěr	34
7. Seznam literatury	35

## 1. Úvod a cíle práce

Lateralita je v dnešní době velice živým tématem ať už z hlediska behaviorálního, neurofyziologického, vývojového nebo evolučního. Já bych se v následující práci chtěla zaměřit hlavně na behaviorální projevy motorické laterality, ale zároveň bych chtěla shrnout základní poznatky o lateralitě celkově (proč se vlastně vyvinula, jakými mechanismy, a jak tento vývoj v evoluci probíhal).

Lateralita byla původně považována za čistě lidskou vlastnost, která by mohla stát za vývojem našeho jazyka a celkově evolucí moderního člověka [1]. První pokusy najít lateralitu u zvířat byli zaměřeny na zjišťování preferenční končetiny u primátů. V těchto výzkumech však nebyla nalezena žádná preference pro přednostní využívání končetiny na populační úrovni a zjištěná individuální lateralita byla spíše přisuzována učení během pokusu [2]. Dnes už je však lateralita známá u mnoha druhů obratlovců [3] a byla nalezena i u bezobratlých [4],[5]. Dnes jsou také více propojovány různé aspekty výzkumu laterality z různých oborů např. vliv pohlavních hormonů na individuální míru laterality [6]. Stále se však při výzkumu uplatňuje antropocentrický pohled na lateralitu a rozhodně nejprozkoumanější oblast motorické laterality je otázka preference končetiny (handedness) [7].

Jiné aspekty behaviorální motorické laterality však zůstávají prozkoumané jen málo, k nim patří lateralita v rotačním chování a vliv sociální situace na behaviorální lateralitu. Oba zmíněné aspekty přitom mohou významně ovlivňovat, jak se lateralita konkrétně projeví v interakcích mezi jedinci a tedy jaká bude její adaptivní hodnota. Například při interakcích mezi jedinci v rámci agonistického chování, při hravém chování, při skupinové lokomoci jedinci rotují okolo sebe a tyto interakce mohou vyvolat různé reakce podle toho jaký směr rotace oba, či více jedinců v této interakci projeví.

Nejdůležitějším cílem mé práce je proto na pozadí aktuálního stavu znalostí o lateralitě v motorickém chování obecně zodpovědět následující otázky 1. Existuje podle dosud publikované literatury lateralita rotačních pohybů na populační úrovni? 2. Jaká je podle dosud publikované literatury míra individuální laterality rotačních pohybů u savců? 3. Jak je tato individuální lateralita rotačního chování ovlivněna, či jak souvisí s jinými individuálními vlastnostmi jedince (např. pohlaví, věk) a jak je ovlivněna vnějšími podmínkami sociálními a mimosociálními, či jak je asociována s dalšími aspekty laterality?

## 2. Vymezení pojmů

V následujících kapitolách budu používat tyto pojmy, které je nejprve nutno vysvětlit.

**Mozková lateralizace:** Je asymetrie ve funkci, struktuře nebo rozdílné regulaci dějů mozkových hemisfér nebo jejich odpovídajících si částí. Např. rozdílná aktivita ve striatu v mozkových

hemisférách potkanů [8], která se projevuje asymetrickými rotačními pohyby. Levá mozková hemisféra je u většiny lidí specializovaná pro tvorbu a porozumění řeči. Způsobují to asymetrické oblasti obzvláště v čelním a spánkovém laloku tzv. Brockovo a Wernickeovo centrum [9]. Tato mozková asymetrie souvisí s pravorukostí na populační úrovni u lidí [10].

**Lateralita chování:** Zahrnuje jak percepční, tak motorickou lateralitu – viz definice níže. Je odrazem mozkové lateralizace.

**Percepční lateralita:** Týká se přednostního používání párových orgánů smyslového ústrojí. Například přednostní používání jednoho oka (senzorická lateralita) nebo ucha.

**Motorická lateralita:** Přednostní používání párového orgánu souvisejícího s pohybem celého těla nebo jeho části, preference určité strany v chování, případně preference určitého směru v rotačním chování.

**Individuální lateralita:** Případ, kdy jedinec projevuje konstantně v určitém chování preferenční používání jednoho párového orgánu před druhým nebo preferuje určitý směr. Tato individuální lateralita se může lišit (směrem i silou preference) mezi jedinci, a může souviset s dalšími individuálními vlastnostmi jedince, jako jsou například pohlaví nebo personalita jedince.

**Populační lateralita:** O populační lateralitě můžeme mluvit, pokud je v určitém chování zpozorována preference stejného párového orgánu nebo směru otáčení pro většinu jedinců v populaci.

### 3. Lateralita chování

V této kapitole jsou stručně shrnuty nejvýznamnější teorie a poznatky o lateralitě chování, a to z hlediska tří ze čtyř Tinbergenových „proč“ [11] konkrétně z hlediska příčiny funkce pro zvýšení adaptivní hodnoty laterality (survival value), příčiny ontogenetické (jak se znak vyvíjí v průběhu života pod vlivem genetiky a prostředí) a příčiny evoluční (pod jakým selekčním tlakem se znak vyvinul u recentních zkoumaných druhů). Z hlediska příčiny proximální (tj. mechanismů, kterými je dané chování spouštěno a regulováno) v této kapitole lateralitu nerozebírám, neboť proximální hledisko se zabývá otázkami krátkodobého (v porovnání s délkou života) průběhu chování, zatímco lateralita chování je individuální vlastnost trvalejšího charakteru. K proximální otázce se vracím v dalších kapitolách, kde ji budu rozebírat v konkrétních případech.

#### 3.1. Proč je vlastně lateralita výhodná - adaptivní hodnota

Je obecným pravidlem, které samozřejmě zahrnuje výjimky, že mozková asymetrie je výhodná, pokud živočich sám vytváří určité situace (například různé manuální úkony s nástroji) a

naopak symetrie je evolučně výhodná, pokud živočich reaguje na náhlé okolní situace [12]. Je to logické, protože živočich potřebuje v náhlých situacích, například při útoku predátora reagovat z obou stran stejně dobře, jelikož nemůže předpovědět, z jaké strany útok přijde. Složitě manuální činnosti a tvorba řeči nepodléhají z hlediska tělesné nebo behaviorální symetrie vlivu okolních situací, a tak je evolučně výhodné aby se vyvinula mozková asymetrie pro toto chování [12]. Tyto závěry potvrzuje další studie [13], ve které se u potkanů (*Rattus norvegicus*) a vačíc (*Monodelphis domestica*) prokázala individuální preference určité končetiny pro složitější manuální úkony (získání jídla z otvoru) a naopak při lovení živé potravy (cvrčků) neprojevili potkani ani vačice přednostní používání jedné končetiny. Lidé hází šipky výrazně lépe, pokud používají svojí preferenční končetinu, při odrážení (otevřenou rukou) rychle se proti nim pohybujících předmětů jsou však obě končetiny stejně úspěšné [14]. Levá hemisféra je u většiny lidí specializována na produkci a porozumění řeči, pokud však levá hemisféra utrpí zranění, je prokázáno, že porozumění řeči je schopna i pravá mozková hemisféra [15].

Výhoda lateralizace mozku je i v kratším reakčním čase. Oboustranná hemisférická kontrola chování je díky interhemisférickým přenosům přes dlouhá přenosová vlákna corpus callosum vedena se zpožděním (25 ms na jednosměrný přenos) a je proto rychlejší, když je kontrola prováděna jen pomocí kratších intrahemisferických okruhů [16]. Další výhoda mozkové lateralizace spočívá v předcházení mozkovým duplikacím. Když se jedna mozková hemisféra specializuje na určitý úkol, může se druhá hemisféra věnovat naplno jiné činnosti, což zvyšuje neurální kapacitu mozku [12]. Pro organismus je nevýhodné, aby se obě mozkové hemisféry specializovaly na stejnou činnost dokonale, jelikož by to bylo velmi náročné a bylo by to na úkor jiného aspektu chování. Vyplatí se v jedné mozkové hemisféře určité centrum chování potlačit a naopak dokonaleji rozvinout v druhé. Zvýší se tak neurální kapacita mozku bez zvýšených nákladů [17]. Obecný vzor mozkové lateralizace zjištěný u mnoha druhů obratlovců, včetně člověka, je pravděpodobně prezentován specializací levé hemisféry pro zpracovávání rutinních činností, při zaznamenání známých stimulů, při kategorizaci stimulů a komunikaci. Zatímco pravá hemisféra se specializuje při reakci na neočekávané/neznámé stimuly, při vyjádření silných emocí (obzvláště negativních emocí např. agrese, strach), řídí únikové reakce [18].

Individuální mozková lateralizace má vliv na úspěšnost jedince při různých úkolech. Kuřata (*Gallus gallus*) s mozkovou lateralizací jsou úspěšnější při vyzobávání zrníček mezi kamínky [19]. U divokých šimpanzů (*Pan troglodytes schweinfurthii*) jsou při lovu termitů pomocí větvičky úspěšnější v lovu jedinci vykazující individuální preferenci končetiny oproti nelateralizovaným jedincům [20]. Kočky (*Felis silvestris*) projevující silnou lateralitu používání končetin byly při sledování světelného paprsku rychlejší v reakční době i samotném pohybu a motoricky přesnější než nelateralizované kočky. Tyto výsledky ukazují na funkční výhodu lateralizovaného chování [21].

Mozková lateralizace je pro živočicha výhodná i při zpracovávání dvou paralelních podnětů. Pokud kuřata vyzobávala zrníčka a zároveň se nad nimi objevila atrapa dravce, zaregistrovala tuto atrapu dříve kuřata lateralizovaná než kuřata neprojevující mozkovou lateralizaci, reakce byla mnohem rychlejší, pokud predátora náhodou zahlédla levým okem (spojeným s pravou hemisférou). Lateralizace mozku umožňuje zvířatům paralelně věnovat pozornost dvěma úkonům. Na první úkol krmení se specializuje pravé oko a levá mozková hemisféra. Ostražitost před predátory je pod dominancí pravé mozkové hemisféry, levého oka [19].

Motorická lateralita na populační úrovni může být pro organismus výhoda i nevýhoda zároveň. Za vznik populační lateralitě možná mohou skupinové tlaky na shodu ve směru preference, ta může být výhodná například při antipredačním chování ryb, kdy se všichni jedinci otáčejí stejně a tvoří velké hejno. To potvrzuje chování ryb, několik druhů sociálních ryb projevují shodný směr populační lateralitě, na rozdíl od soliterních druhů ryb, které většinou neprojevují asymetrii na úrovni populace [22]. Zároveň je i v tomto skupinovém chování výhodné preferovat jiný směr lateralitě než většina ostatních jedinců. Například pokud se většina jedinců při napadení predátorem otáčí doleva, je pravděpodobné, že predátor po určité době bude schopen toto otočení předvídat a tudíž jedinec, který se otočí na druhou stranu, bude mít proti ostatním výhodu. Výhoda je to však pouze tehdy, zůstane-li tento směr preferován jen u menšiny [12].

### 3.2. Ontogenetický vývin lateralitě

Tato sekce se zabývá ontogenetickým vývinem lateralitě, včetně ko-determinace lateralitě dědičností a prostředím a jejím vývojem v průběhu života zvířat.

Výskyt individuální lateralitě mezi příbuznými jedinci ukazuje, že individuální lateralita má určitou dědičnou složku [12]. Konkrétní modely genetického podmínění lateralitě byly však zatím vypracovány jen u člověka, a to zejména na nejvýraznější lateralitu v chování člověka, tedy asi 92% populační lateralitu ve prospěch pravorukosti [12]. V roce 1972 navrhla psychologka Marian Annett model jediného genu (right shift theory), podle kterého existují dvě alely určitého hypotetického genu RS. Alela RS+, která zvyšuje u jednotlivce pravděpodobnost preferenčního používání jeho pravé ruky a alela RS-, která neiniciuje žádný směrový posun v lateralitě. To znamená, že jedinec RS++ vykazuje dvě alely pro pravděpodobné směrové posunutí preference vpravo. RS+ - jednu alelu pro pravděpodobné směrové posunutí vpravo a jedinec s RS- - nevykazuje žádný pravděpodobný preferenční směr lateralitě a jeho preferenční končetina je náhodná. Jedinci s RS- - mohou být praváci, leváci i jedinci bez preferenční končetiny [23]. Počty pravorukých a levorukých jedinců v populaci vypočtené podle tohoto vzorce dědičnosti jsou velice podobné opravdovému zastoupení pravorukých a levorukých jedinců v populacích u lidí [12]. Také by tato teorie vysvětlovala, proč jen



40% levorukých rodičů (oba rodiče levorucí) má levoruké děti [24]. Další genetická teorie vzniku lateralizace je velice podobná teorii jednoho genu. McManus [166] podle [12] předpokládá, že gen zodpovídající za vznik laterality má dvě alely, alela D určuje směrovou preferenci vpravo a alela C náhodný směr. Oproti teorii jednoho genu však McManus předpokládá, že jedinci s alelami DD budou vždy pravorucí, pro sestavu alel DC bude 75 % jedinců pravorukých a 25 % levorukých a při sestavě alel CC bude 50 % jedinců pravorukých a 50 % levorukých [12]. Tyto modely zahrnují předpoklad, že mozková lateralizace spojená u lidí s preferencí končetiny je důsledek genové mutace, která se objevila po oddělení linie homininů od ostatních vyšších opic [23]. Tento předpoklad může být chybný, pokud však od něj upustíme, mohou genetické teorie vzniku laterality poskytnout dobrý vhled, do obecných zákonitostí genové regulace laterality [12]. Konkrétní gen ani jeho chromozomální lokace však ještě nebyla objevena a tak jsou tyto teorie zatím spekulativní. Navíc se zdá, že u některých obratlovců geny spíše předurčují míru lateralizovaného chování než určitý směr lateralizace. Nielsen a jeho kolegové zjistili, že u myši (*Mus musculus*) je spíše dědičná síla preference než určitá preferovaná strana [25]. Naopak u šimpanzů (*Pan troglodytes*) se zdá, že je ve všech třech typech testovaného chování určitá genetická dědičnost síly i směru preferované končetiny a zároveň je preferenční končetina pro manuální gesta dědičná z části sociokulturně [26].

Genetické teorie neuvádějí jasnou souvislost mezi genetickými faktory a vznikem levorukosti, to vedlo k hypotézám o vztahu levorukosti k environmentálním faktorům. Nejvýznamnější z těchto faktorů se zdají být nitroděložní změny hormonů a ultrazvuk dělohy během vývoje plodu. Odhaduje se, že počet levorukých dětí je o 5 % vyšší u žen, které absolvovaly v těhotenství ultrazvuk dělohy [27]. Ovlivnění směru a míry lateralizovaného chování testosteronem v průběhu ontogeneze bylo prokázáno metaanalýzou předešlých studií u savců [6], i když tatáž závislost nebyla prokázána u lidí [6]. U některých druhů ptáků (kur domácí, holub skalní) bylo prokázáno, že prenatální vizuální stimulace jen jednoho oka způsobená polohou kuřete ve vajíčku, ovlivňuje pozdější motorickou laterality [18]. Nebylo dosud zkoumáno, jestli tentýž ontogenetický mechanismus funguje u savců, ale skutečnost, že například u člověka je prenatální poloha lateralizována na populační úrovni [28] a že dítě již v děloze vnímá světelné podněty [29] naznačuje, že by tento mechanismus fungovat mohl.

Mozek zvířat se může lateralizovat v závislosti na určitých vnějších podmínkách působících při vývoji zvířete. Kuřata v pozdějších fázích vývoje plodu jsou ve vejci stočena tak, že jejich hlava je otočena vlevo a jejich pravé oko směřuje ven a levé dovnitř vejce (tato poloha je dána geneticky). Pravé oko zvířat tudíž může v jejich senzitivní periodě zaznamenávat světlo, které k němu přes vejce pronikne, což je důležité pro stimulaci pravého oka a vývoj specifických struktur v levé mozkové hemisféře. Tato stimulace světlem způsobí vývoj asymetrií v thalamofugální dráze. Pravé oko - levá mozková hemisféra je u těchto zvířat specializovaná na rozpoznávání drobných detailů což vede

k vyšším úspěchům při hledání zrníček mezi kamínky [30]. Pokud na kuřata při jejich senzitivní periodě nesvítí světlo, projevují tato kuřata žádnou nebo jen malou míru lateralizovaného chování [30].

I u savců závisí vývoj lateralizace na okolních podmínkách. Pokud jsou mláďata potkanů často brána z jejich přirozeného prostředí a dávana do jiného prostředí s odlišnou podestýlkou nebo jinak neobvykle manipulována (tzv. handling) projevují v dospělosti vyšší míru lateralizovaného chování, než je v kontrolní skupině obvyklé [31]. Tento jev byl pozorován i v pozdějších výzkumech [32]. Vyšší míra lateralizovaného chování se objevuje i u potkanů, kteří měli během vývoje v domovské kleci více podnětů [33]. Tento náález, že častá manipulace v ontogenezi může zapříčinit lateralizaci, se však nepotvrdil u křečků (*Mesocricetus auratus*). Jedinci, se kterými se během jejich vývoje často manipulovalo, se v expresi laterality rotačních pohybů nelišili od ostatních jedinců [34].

Většina savců vykazuje změny v síle, ale už ne ve směru preferované končetiny v ontogenetickém vývoji jedince. Většina mláďat neprojevuje preferenci určité končetiny, ale s dalším vývojem jedince preference jedné končetiny stále více posiluje. Pravděpodobně to souvisí se zráním motorického systému mozku [35], [36], [37]. Interhemisférické spojení corpus callosum není minimálně do 10 let věku dítěte kompletně myelinizováno a výrazná mozková letaralizace se tedy může projevit až poté [38]. Naopak je tomu u stranové preference rotačních pohybů, kdy mláďata křečků vykazují preferenci strany otáčení na populační úrovni. Ta však s ontogenetickým vývojem klesá a jen 46 % křečků si toto lateralizované chování udrží do dospělosti [39].

### 3.3. Pohled na evoluci motorické laterality

Na počátcích výzkumu o lateralizovaném chování ve dvacátém století většina vědců předpokládala, že mozková lateralizace je jedinečná pro člověka a je určujícím rysem podílejícím se na vývoji jazyka a stojí za samotným vývojem moderního člověka. Je jasné, že specifická mozková lateralizace struktur odpovědných za tvorbu a porozumnění jazyku je pro náš druh specifická, ale samotná mozková lateralizace není. Později bylo objeveno mnoho lateralizovaných funkcí u zvířat, které jsou pravděpodobně prekurzorem naší lateralizace [40]. Avšak stále panuje předpoklad, že pravorukost spojená s lateralizací mozku se vyvinula zhruba před 2,5 miliony let v evoluci hominidů v souvislosti s vyráběním a používáním nástrojů [10].

Předpoklad, že se lateralizace mozku ve vztahu k preferenční končetině vyskytuje pouze u lidí, byl vyvrácen a byla nalezena řada příkladů lateralizací na úrovni populace u primátů. Bylo zjištěno, že u primátů se na úrovni populace levá ruka specializuje na uchopení, vytržení, podání nebo chycení určitého předmětu a pravá ruka při manipulaci a úkony ve stereotypních situacích a pro

oporu pohybu těla [41]. Specializace levé ruky pro uchopení pohybujících se předmětů byla objevena i u vyšších primátů a lidí. [42] Autoři navrhují teorii ("postural origin theory"), že se vzory specializací končetin vyvinuly u primátů z funkčních a strukturálních adaptací chování při krmení. Tento vzor je prekurzor lidské specializace mozkových hemisfér, která pravděpodobně probíhala v následujícím pořadí. Levá končetina (pravá mozková hemisféra) se specializuje k zachycení pohybujících se předmětů u ancestrálních druhů stromových opic, jelikož je pravá končetina preferenčně používána jako opora těla při vertikálním pohybu, u opic je pro uchopení předmětu stále specializovaná levá končetina, na rozdíl od lidí [42][43]. Přejdem k pozemnímu životu a díky vzpřímenému postoji vyvinutému v evoluci lidí už nebylo potřeba pravou rukou podpírat tělo a pravá ruka se specializovala k jemné manipulaci s objekty, bimanuální koordinaci a poté k používání nástrojů [43]. Tuto teorii podporují studie, které prokazují pravorukost u šimpanzů při používání nástrojů [44]. Výskyt pravorukých jedinců v populaci je u šimpanzů pro stejné úkoly menší než u lidí [45]. U člověka je však možná lateralita nejvíce zřejmá, jelikož kvůli bipednímu postoji má uvolněné obě ruce [12]. Jako podpora MacNeilagovi teorie by mohl sloužit i další výzkum, ve kterém se zjistilo, že lateralita ve stejném potravním chování u poloopic se více projevuje u druhů s bipedním postojem [46].

MacNeilagův předpoklad, že se mozková lateralizace souvisejí s preferenční končetinou vyvíjela ve dvou krocích [1] doplňuje výzkum Westergaarda [47], ve kterém byly nalezeny velice podobné vzorce preference končetiny u fylogeneticky nepříbuzných druhů primátů malpy hnědé (*Cebus apella*) a makaka lviho (*Macaca silenus*). To posiluje hypotézu, že hemisférická specializace pro přednostní používání končetin se vyvinula v raném vývoji primátů a před intenzivním používáním nástrojů v řádu hominidů. Naopak další metaanalýza tuto teorii vyvrací kvůli nedostatečné zjištěné manuální lateralitě na úrovni populace u několika druhů opic a primátů a velké variabilitě v projevu lateralitě mezi jednotlivými druhy blízce příbuzných opic [48].

Jak jsem již zmínila výše, v dnešní době už je známo mnoho druhů obratlovců, u kterých je jasně prokázána lateralizace mozku, která však nemusí souviset jen s preferencí končetiny [1] [12] [3] [49]. Novější studie předpokládají, že lateralizace mozku byla přítomna již u prvních skupin obratlovců před 500 mil. lety [50] a základní vzory mozkové lateralizace jsme zdědili od společného předka strunatců [3]. Je možné, že u některých druhů živočichů se tento základní vzor lateralizace druhotně ztratil nebo změnil, ale žádný konkrétní příklad není dosud znám [3]. Tento základní vzor mozkové lateralizace se projevoval pravděpodobně specializací levé mozkové hemisféry ke kontrolní funkci vzorů chování v obvyklých, známých situacích a při kategorizaci objektů, pravá hemisféra naopak byla specializovaná pro detekci a reakci na nečekané situace (např. útok predátora) [50]. Při útoku, nečekaném napadení a i sexuálním chování se na tomto chování podílí více pravá mozková hemisféra. Naopak pokud se zvíře v reakci na nový stimul teprve rozhoduje, co bude dělat a hodnotí

nebezpečnost daného stimulu a váhá, zda se přiblížit nebo utéct, je pro tyto kategorizační procesy chování dominantní použití pravého oka, ucha – levé mozkové hemisféry, která zároveň pomáhá potlačit pocity úzkosti a potlačuje útočnou odpověď organismu [3]. U ancestrálních skupin obratlovců se pravděpodobně tato specializace vyvinula tak, že jedna hemisféra převzala kontrolu při zvláštních situacích, pravděpodobně pravá hemisféra se začala specializovat na chování v potenciaálně nebezpečných situacích, pro které byla potřeba co největší rychlost [50]. Podobná teorie byla navržena i dříve, Ringo a jeho kolegové předpokládali, že časově náročné úkoly se kvůli zpoždění v interhemisférických komunikacích odehrávaly přednostně v jedné mozkové hemisféře, a neurony zapojující se do přenosu signálu v těchto drahách se tak mohly překrývat a vznikla by tak hemisférická specializace [16]. Tato specializace pravé mozkové hemisféry, kterou můžeme pozorovat v chování preferenčním používáním levého oka nebo levé končetiny je známá při reakci na potenciaálně nebezpečnou situaci u mnoha druhů obratlovců [19] [51] [52] [53] i u člověka [54]. Pravá hemisféra se rovněž specializuje na orientaci v prostoru. Kuřata, která používala k orientaci v aréně levé oko, byla úspěšnější v hledání potravy a na rozdíl od kuřat používajících pravé oko byla schopna reagovat na mírné změny v prostoru a změnit tak svůj návyk v hledání potravy. Kuřata využívající preferenčně pravé oko – levou mozkovou hemisféru se spíše soustředila na jeden daný bod, podle kterého byla naučena vyhledávat potravu, pokud tento orientační bod zmizel, byla kuřata při hledání potravy neúspěšná [3]. Dobře pozorovatelné je lateralizované chování při krmení, většina studovaných obratlovců projevuje při krmení preferenci pravé strany čelistí ke shromažďování a zpracování potravy, pravděpodobně s jedná o preferenci projevující se v celé evoluční linii obratlovců [50]. U ryb, ptáků a obojživelníků je zaznamenáno preferenční používání pravého oka – levé mozkové hemisféry při soustředění se na objekt, který plánují sníst. Podobná specializace levé mozkové hemisféry pro plánované pohyby související s potravním chováním je zaznamenána i u savců a lidí [3].

## 4. Motorická lateralita

Lateralita v motorickém chování patří do širší kategorie bilaterální asymetrie, spolu s jinými znaky, například vnější morfologickou asymetrií [55] asymetrií vnitřních orgánů včetně mozku [3], [12] či senzoryckou asymetrií [1]. Zahrnuje asymetrii ve využívání pohybových orgánů souvisejících s pohybem celého těla nebo jeho částí. Převážně se jedná o přednostní používání předních a zadních končetin, preferenci stranovou a preferenci rotačních pohybů, která je však probrána zvlášť v další kapitole. V této kapitole se budu nejvíce zabývat přednostním používáním hrudní končetiny tzv. pravorukost a levorukost na individuální a populační úrovni u savců a její ovlivnění a vliv na další faktory života savců.

#### 4.1. Lateralita na individuální úrovni

Kočka domácí (*Felis silvestris*) vykazuje silnou individuální lateralitu v používání preferenční končetiny. Síla lateralizovaného chování se mění v závislosti na složitosti úkolu, při nejsložitějším úkolu většina koček vykazovala konzistentní preferenci jedné končetiny. Naproti tomu v dalších dvou méně složitých úkolech nebyla zjištěna žádná míra individuální laterality [56]. V dřívějším výzkumu zaměřeném na zjištění preferenční končetiny u koček při pronásledování pohybujícího se světelného bodu byla nalezena možná lateralita u koček na populační úrovni. Při kritériu 50% použití preferenční končetiny nebyla zjištěna významná preference jedné končetiny na populační úrovni (21 jedinců preferujících levou končetinu, 23 jedinců preferujících pravou končetinu). Pokud však je kritérium pro stanovení preference končetiny posunuto na 90% použití preferenční končetiny, ukazují výsledky na populační lateralitu (17 jedinců preferujících levou končetinu, 6 jedinců preferujících pravou končetinu) [21]. Žádné další výzkumy však k podobným závěrům nedocházejí a tak je pravděpodobné, že kočky vykazují lateralitu na individuální, nikoli však populační úrovni.

Pro sběr potravy jen 55 % makaků rhesus (*Macaca mulatta*) konzistentně upřednostňuje používání jedné končetiny před druhou. Počet pravorukých a levorukých jedinců je vyrovnaný (8 pravorukých, 10 levorukých) [57].

Při výzkumu Westergaarda a jeho kolegů byla u malp hnědých (*Cebus apella*) nalezena silná individuální preference končetiny (39 jedinců preferovalo použití jedné končetiny, 6 jedinců neprojevilo preferenci končetiny). Na úrovni populace se však preference končetiny neprojevila (20 jedinců bylo levorukých a 19 pravorukých) [37].

Pro koordinovaný obouruční úkol projevují šimpanzi bonobo (*Pan paniscus*) silnou konzistentní preferenci končetiny na individuální úrovni. Počet pravorukých a levorukých jedinců se však výrazně neliší (15 levorukých a 11 pravorukých) [58].

Během jednorukého krmení kosmani bělovouší (*Callithrix jacchus*) vykazují silnou lateralitu na individuální úrovni. Většina kosmanů (13 z 15 jedinců) preferuje určitou končetinu, ale počet jedinců preferujících pravou a levou končetinu se nijak významně neliší [35]. Při držení jídla během lokomoce taktéž většina kosmanů bělovouších (16 ze 17) konzistentně preferuje použití jedné končetiny (9 levorukých a 7 pravorukých jedinců) [59]. Při sběru potravy všech 12 kosmanů bělovouších projevilo silnou individuální lateralitu [60]. I v dalších studiích byla prokázána individuální lateralita u kosmanů běločelých (*Callithrix geoffroyi*) většina jedinců (12 ze 17) vykazovala konzistentní preferenci končetiny, přičemž mírně převažoval počet jedinců preferujících

pravou končetinu (5 levorukých, 7 pravorukých) jelikož byl však výzkum prováděn na malém počtu jedinců, nedá se usuzovat, že se jedná o laterality na úrovni populační [61].

Více než jedna třetina (35,7 %) hříbat (*Equus caballus*) konzistentně preferuje stranu, ze které od matky saje mléko. Jejich preferovaná strana se však v populaci neliší, zhruba polovina zvířat (13 jedinců) preferuje sání z pravé strany a zhruba polovina (15 jedinců) z levé [62].

Mroži lední (*Odobenus rosmarus*) při lovení mlžů z mořského dna odstraňují nánosy sedimentu ze dna pomocí proudu vody vytvořeného přední končetinou. Nahrávání mroži používali při tomto chování preferenčně pravou končetinu v 89 % času. Jelikož však toto chování bylo pozorováno u malého počtu volně žijících zvířat (minimálně 5) jedná o malý vzorek populace a nelze tuto preferenci vyhodnotit jako laterality na populační úrovni [63].

#### 4.1.1. Individuální laterality ovlivněná pohlavím

Populační laterality se u šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*) neliší v závislosti na pohlaví jedince [44].

U koček se liší preferenční končetina v závislosti na pohlaví, ale síla lateralizovaného chování se v závislosti na pohlaví nemění. Samice preferují používání pravé končetiny na úrovni populační laterality. Naproti tomu samci preferují používání levé končetiny [56]. Novější výzkum stejných autorů tento významný rozdíl v expresi laterality u jednotlivých pohlaví potvrdil [36]. Starší výzkumy se s těmito nálezy neshodují. [64] zjistili, že samice preferenčně používají pravou končetinu, naproti tomu u samců nebyla zjištěna preference v používání jedné končetiny před druhou. V jiné studii nebyl zjištěn žádný prokazatelný rozdíl v preferenci končetiny v závislosti na pohlaví [65]. Tyto rozpory mohou být způsobené rozdílností úkolů, pro které se zjišťovala preferenční končetina nebo rozdílným zastoupením samců a samic v jednotlivých studiích. Celkový obraz vlivu pohlaví na preferenční končetinu je u koček zatím nejasný, ale nejnovější výzkum [56] nasvědčuje tomu, že kočky jsou rozděleny podle pohlaví na dvě populace preferující odlišný směr preferované končetiny.

Podobnou míru ovlivnění laterality pohlavím nalzáme i u psů (*Canis familiaris*). Psi obecně nevykazují preferenci jedné končetiny na populační úrovni ani u jednoho ze tří testovaných úkolů. U všech úkolů však samice preferují používání pravé končetiny a samci preferují používání končetiny levé. Síla jejich preference se však s pohlavím nemění. Tyto výsledky naznačují, že samice a samci vykazují preferenci končetiny na populační úrovni, ale v opačném směru [66]. Ke stejnému závěru dochází i další výzkum [67]. Pokud byli psi chirurgicky kastrování, jejich preferenční končetina se v populaci nelišila od samic, takže lze usuzovat, že exprese pohlavních hormonů je u psů je zodpovědná za směr preferenční končetiny [68].

I u koní je individuální lateralita ovlivněna pohlavím. Samci častěji preferují používání levé končetiny (při chůzi, cvalu, skocích), samice preferují používání pravé končetiny [69]. I v dalších aspektech motorického chování projevují samci a samice koní odlišný směr, nikoli však sílu lateralizovaného chování. Samice preferenčně používají pravou končetinu na úrovni populace a samci levou. Zatím není jasné, zda je tento rozdíl dán geneticky, vlivem environmentálních faktorů nebo ko-determinací těchto dvou faktorů [70].

Vliv pohlavních hormonů na preferenční končetinu je dobře prokázán i u potkaních samic. V estrálním cyklu, kdy je nejvyšší hladina hormonu estrogenu, byl nejvyšší počet levorukých jedinců, v postestrální fázi cyklu, kdy klesá hladina estrogenu a stoupá hladina progesteronu, byl zaznamenán nejvyšší počet jedinců ambilaterálních (nepreferujících určitou končetinu) [71].

#### 4.1.2. Individuální lateralita v souvislosti s jinými individuálními rozdíly v chování

Jedinci preferující používání pravé končetiny u kosmanů bělovousých projevují menší míru strachu z nových objektů a neznámého prostředí oproti jedincům levorukým [1]. Pravorucí jedinci se vydávali zkoumat novou místnost s neznámými objekty v ní mnohem rychleji než levorucí jedinci (všichni pravorucí jedinci až na jednoho do 50 s, polovina levorukých jedinců až po 100 s a více). V nové místnosti vykazovali menší míru strachu, když celou místnost aktivně prozkoumávali výskoky a také na více neznámých objektů v místnosti aktivně sahalo [72]. I novější studie prokázaly, že pravorucí kosmani dvakrát častěji aktivně zkoumali nové objekty oproti levorukým [1]. Ačkoliv levorucí jedinci se aktivně dotýkali za účelem zkoumání nových objektů méně než pravorucí jedinci, vizuální zkoumání nových objektů pomocí natahování hlavy k objektu vykazovali levorucí a pravorucí jedinci stejně často [73]. To naznačuje, že jak pravorucí tak levorucí jedinci se zajímají o nové předměty stejně intenzivně, ale levorucí jedinci se spíše než o aktivní zkoumání předmětů pomocí hmatu uchylují k vizuálnímu zkoumání na delší vzdálenost. Strategie levorukých jedinců by se dala popsat jako reaktivní v porovnání s proaktivním přístupem pravorukých kosmanů [1]. Pravoruká mláďata kosmanů běločelých rovněž rychleji prozkoumávají, očíhávají a následně ochutnávají neznámý druh potravy. Vyšší míra strachu u levorukých jedinců se u těchto kosmanů projevovala také tím, že po zaslechnutí vokalizace jejich přirozeného predátora zůstávali ve strnulém stavu déle než pravorucí jedinci [61]. Rovněž u šimpanzů bylo zjištěno, že praváci aktivně dotykem zkoumali nové objekty více a rychleji než levorucí a preferenčně nezaujatí jedinci [74]. U kosmanů bělovousých, kteří byli naučeni, že jídlo je v misce s bílým víčkem a v misce s černým víčkem není nic, levorucí jedinci při předložení zatím neznámé misky s šedým víčkem, otevírali tuto misku méně často a po mnohem delší době než pravorucí jedinci. Pravorucí jedinci tuto neznámou misku prozkoumali v 70 % případů, levorucí jen v 30 % [60].

Podobné závěry potvrzuje i studie prováděná na lidech. Při řešení matematického hlavolamu hanojské věže postupují leváci ze začátku opatrněji než praváci a jejich první přesunutí disku jim trvá více než dvakrát déle (leváci 3,3 s, praváci 1,5 s) [75].

Všechny tyto výsledky naznačují, že pravorucí jedinci projevují nižší míru strachu a více proaktivních interakcí než levorucí jedinci. Tyto rozdíly v chování odpovídají známým rozdílům ve fungování mozkových hemisfér. Aktivita pravé mozkové hemisféry je spojena s projevováním emocí, hlavně negativních emocí zahrnujících strach [3], [51], [76]. Takže levorucí jedinci, kteří mají motorické chování pod aktivací pravé mozkové hemisféry, reagují podle předpokladu více ustrašeně [61]. S těmito rozdíly ve fungování mozkových hemisfér je spojena rozdílná regulace sekrece stresového hormonu kortizolu během situací souvisejících s emocemi. Stimul vyvolávající emoce (obzvláště ty negativní) způsobuje zvýšení hladiny kortizolu ve slinách, pokud je stimul zpracováván pravou mozkovou hemisférou - levým okem. Pokud je podnět zpracováván levou mozkovou hemisférou – pravým okem pak se hladiny kortizolu ve slinách nemění v závislosti na použitém podnětu. Pro toto testování byli použity tři typy podnětů, podnět vyvolávající pozitivní emoce, negativní emoce a neutrální emoce [77]. Kosmani preferující použití levé končetiny mají celkově vyšší obsah kortizolu ve slinách a po vystavení stresové situaci (pobyt v neznámém prostředí) se jim hladina kortizolu začíná snižovat se zpožděním (hladina kortizolu u pravorukých jedinců klesá hned první den po navrácení do domovské klece, u levorukých jedinců začíná klesat až druhý den po navrácení) a klesá pomaleji než pravorukým kosmanům [1].

Mozková asymetrie a s ní související preferenční končetina může mít vliv na tvorbu imunitní odpovědi u psů. Pravorucí a obourucí jedinci mají zvýšený počet granulocytů a gamaglobulínů v krvi oproti levorukým, což souvisí s výskytem některých imunitně zprostředkovaných nemocí například astma, atopický ekzém, alergie [67].

#### 4.2. Ontogenetické změny v expresi laterality

Kočky v rámci svého ontogenetického vývoje projevují rozdílnou míru lateralizovaného chování pro získávání potravy preferenční končetinou. Ve dvanácti týdnech a šesti měsících vývoje je u nich pravděpodobnější, že jedinci nebudou projevovat žádnou preferenci končetiny. Naopak od jednoho roku vývoje je pravděpodobné, že budou preferovat použití jedné končetiny před druhou. Směr laterality se však s ontogenetickým vývojem nemění, a pokud kočka projeví preferenci končetiny v šesti měsících svého vývoje, je pravděpodobné, že si tuto preferenci zachová i v jednom roce a v pozdějším vývoji [36].



U malp hnědých dospělá zvířata vykazují silnější a stálější preferenci končetiny oproti mláďatům, to pravděpodobně odráží zrání centrální nervové soustavy a tím vývoj procesů, které jsou důležité pro manuální funkce [37].

Paviáni anubi (*Papio anubis*) vykazují v dospělosti silnější preferenci končetiny pro komunikační gesta [78], [79].

U šimpanzů mláďata projevují menší míru lateralizovaného chování než dospělci. Ve skupině mladých šimpanzů 71 % jedinců neprojevuje preferenci končetiny, u dospělých je to jen 30 % [80], [81].

Souvislost síly preference končetiny pro úchop a podání potravy s věkem je u kosmanů bělovousých dobře prokázána. Mezi 1-2 a 5-8 měsícem vývoje mláďat nastává značný nárůst síly preference končetiny jak u pravorukých tak levorukých jedinců. Další nárůst pak nastává mezi 5-8 a 10-12 měsícem vývoje kosmanů a síla laterality se ustaluje mezi 25-30 měsícem vývoje a dále se významně nemění. Tento nárůst lateralizovaného chování souvisí s přechodem od obouručního uchopení potravy, které preferují mláďata kosmanů bělovousých, k jednoručnímu uchopení a podání potravy. Nejvýznamnější pokles obouručního uchopování a podávání potravy nastává mezi 1-2 a 5-8 měsícem vývoje a odráží viditelný nárůst jednoručního uchopení, které pravděpodobně souvisí se zráním motorického systému a nárůstem zkušeností zvířete [35].

#### 4.3. Souvislost motorické laterality s jinými aspekty laterality

Pozice těla kosmanů při krmení koreluje s jejich preferenční končetinou v mladém věku. Pravorucí jedinci při krmení zaujímají nejčastěji tripední postoj s jednou rukou a oběma nohama opřenými o zem. Levorucí jedinci oproti pravorukým projevují tripední postoj v menší míře a oproti pravorukým jedincům více zaujímají při krmení pozici vsedě a pozici zavěšení za jednu ruku a obě nohy o pletivo klece. Levorucí jedinci také od 5-8 měsíce vývoje nezaujímají žádný preferovaný postoj. Není zatím jasné, zda držení těla ovlivňuje preferenční končetinu nebo je tomu naopak [35].

Existuje hypotéza, že preference strany, z které se hříbě kojí, je závislá na vizuální lateralitě. Pokud by tomu tak bylo, bylo by pro hříbě vhodné sát z matčiny pravé strany, aby jejich levé oko (spojené s pravou mozkovou hemisférou) směřovalo od matky pro případné lepší zaznamenání blížícího se nebezpečí. To se v nejnovějším výzkumu nepotvrdilo, jelikož nebyla zjištěna žádná míra populační preference sání z pravé strany a naopak byla zjištěna individuální lateralita u třetiny jedinců, což spíše napovídá o vztahu toho chování k motorické lateralitě [62].

Motorická lateralita u koní (při chůzi, cvalu a skocích) je spojena s jejich uspořádáním srsti na hlavě [69]. Srst na hlavě u koní tvoří tzv. “víry” (viz obrázek 1.), které jsou zatočené po směru hodinových ručiček, proti směru, případně nejsou zatočeny. Již dříve bylo zjištěno, že uspořádání srsti na hlavě u koní souvisí s jejich reaktivním chováním [82]. Jedinci preferující pravou končetinu mají nejčastěji srst ve vírech uspořádaných po směru hodinových ručiček, naopak jedinci preferující levou končetinu proti směru hodinových ručiček, vývoj osrstění je pravděpodobně spojen s počátečním vývojem mozku a tak může uspořádání srsti u koní vést k lepšímu vhledu do vývojové neurobiologie u koní [69]. Zároveň motorická lateralita u koní nesouvisí s jejich olfaktorickou lateralitou (preference nosní dírky), což naznačuje, že mozková lateralizace u koní zahrnuje minimálně dvě rozdílné úrovně neurální organizace – smyslovou a motorickou [83].



Obrázek 1. uspořádání srsti na hlavě u koní [69].

U mrožů ledních byla zaznamenána preference pravé končetiny při lovení mlžů. Tato preference souvisí s morfologickou asymetrií, u všech 23 kompletních koster mrožů z různých muzeí byla zjištěna výrazně delší pravá končetina (lopatka, kost pažní i kost loketní) oproti levé končetině [63].

#### 4.4. Změna laterality v závislosti na okolních situacích

##### 4.4.1. Změny laterality v sociálním chování

Efekt sociálního usnadnění, kdy při sociálním kontaktu byli kosmani bělovousí úspěšnější v lovení cvrčků (relativně neznámé jídlo pro zkoumanou kolonii kosmanů), než když byli odděleni od skupiny, se výrazněji projevoval u pravorukých jedinců, kteří ve srovnání s levorukými jedinci od skupině rychleji chytli prvního cvrčka a celkově jich ulovili více [84].

U makaků rhesus jsou při sociálních interakcích častěji a s větší závažností útoků napadání levorukí jedinci. Naopak praváci mají předpoklad být výše sociálně postaveni než leváci a jedinci nelateralizovaní. Ostatní zvířata také pravorukým jedincům častěji pečovala o srst. [85]. Dřívější výzkumy [57] těchto makaků zaznamenaly podobné výsledky, levorukí samci byli častěji sociálně izolováni od zbytku skupiny a častěji násilně napadáni ostatními členy. I ve skupinách kosmanů bělovousých jsou častěji napadáni jedinci preferující levou končetinu [60].

Paviáni anubi produkují při spontánních agonistických interakcích s ostatními členy skupiny nebo v reakci na výzkumného pracovníka (jejich ošetřovatele) druhově specifické manuální pohyby [78]. Zvláštní "tření" jedné končetiny o zem, které je velice rychlé (v rámci sekund) [86]. Tyto pohyby se objevují jen v těchto reakcích a byly vyhodnoceny jako komunikační signály. Preferenční používání pravé končetiny pro tato gesta bylo pozorováno na populační úrovni (35 jedinců pravorukých 10 levorukých) [78]. Tuto preferenci pravé končetiny na úrovni populace potvrdili i novější výzkumy prováděné na větším vzoru populace a při opětovném testování některých jedinců po čtyřech letech. Žádný z 30 opětovně testovaných paviánů nezměnil preferenci končetiny a 74 jedinců konzistentně preferovalo pravou končetinu a 24 levou pro tato komunikační gesta [79]. I pro další komunikační gesto (žadonění o jídlo), které však není druhově specifické, byla nalezena preference pravé končetiny na úrovni populace (20 pravorukých a 12 levorukých jedinců), tato preference pravé končetiny nebyla zaznamenána pro další nekomunikační manuální chování u těchto paviánů [87]. Tato preference pravé končetiny pro specifická manuální gesta byla nalezena i u šimpanzů [26]. Tyto nálezy vedou k hypotéze, že levá mozková hemisféra se specializuje na komunikační gesta pozorovaná u paviánů a šimpanzů a tato mozková letaralizace by mohla být prekurzorem lidské mozkové lateralizace [79]. U lidí, šimpanzů učenlivých, paviánů anubi a makaků tonkeánských (*Macaca tonkeana*) byl zaznamenán podobný rozdíl v preferované končetině pro rozdílné úkoly, silnější preference pravé končetiny byla zaznamenána pro komunikační gesta ve srovnání s ostatními úkoly [88]. Mozková lateralizace pro tvorbu a porozumění jazyku se pravděpodobně vyvinula z lateralizace komunikačních gest. Tento prekurzor naší mozkové lateralizace byl pravděpodobně přítomný u společného předka paviánů, makaků, šimpanzů a lidí [40], [89], [88].

Při sociálních interakcích s matkou se mláďata kosatky dravé (*Orcinus orca*) sledovaná na volném moři drží preferenčně po pravé straně matky, tuto stranu preferovalo 19 z 23 párů (matka-mláďe), pokud se výzkumná loď ke stádu kosatek přiblížila do určité vzdálenosti v reakci na potenciální nebezpečí se mláďata držela preferenčně po levé straně matky u 13 z 16 pozorovaných párů, což nesouviselo s tím, z jaké strany se loď přiblížila [90]. I mláďata běluhy severní (*Delphinapterus leucas*) se v jejich přirozeném prostředí preferenčně drží po pravé straně matky (26 z 28 párů) [91] a 192 z 279 párů [92]. Delfíni při sociálním kontaktu s dalšími jedinci používají

preferenčně (79 % jedinců) levou ploutev a jejich levé zorné pole ke sledování sociálního partnera [93]. Tato velice podobná zjištění u několika druhů kytovců naznačují, že toto pravostranné umístění sociálních partnerů by mohlo být pro kytovce obecně výhodné [92]. Preferenční sledování matky levým okem vede ke kontralaterálnímu zapojení pravé mozkové hemisféry, což může mít vliv na formování mozkové lateralizace u kytovců [91].

#### 4.4.2. Změny laterality v závislosti na environmentálních podmínkách

Obecně lze říci, že preferenční končetina se projevuje v závislosti na obtížnosti úkolu. Při složitých manuálních úkolech většina zvířat projevuje preferenci končetiny, pokud je však úkol pro dané zvíře jednoduchý není nutné využívat preferenční končetinu [1]. Preferenční končetina se také v závislosti na druhu úkolu mění, souvisí to s hemisférickou specializací, kdy jedna hemisféra se specializuje na určitý aspekt chování [2].

Síla lateralizovaného chování u koček se mění v závislosti na složitosti úkolu, při nejsložitějším úkolu většina koček vykazovala konzistentní preferenci jedné končetiny. Naproti tomu v dalších dvou méně složitých úkolech nebyla zjištěna žádná míra individuální laterality, zvířata pravděpodobně reagovala reflexně a k jejich reakci na daný úkol nebylo třeba zapojit určitou polokouli mozku [56].

U psů se síla i směr preferované končetiny mění v závislosti na druhu úkolu, pro který je preferenční končetina zjišťována. Pro "First-stepping Test" kdy se preferenční končetina zaznamenávala jako ta, kterou pes vykročí první, když stojí na místě ve vyvýšené poloze, 77 % jedinců vykazovalo konzistentní laterality a byla zjištěna preference pravé končetiny na populační úrovni (46 % jedinců preferujících pravou končetinu a 30 % levou)[94]. Naproti tomu při interakci s hračkou pro psy Kong popsanou v [95] jen 52 % psů projevovalo pro přidržování hračky preferenční končetinu a mírně převažoval počet jedinců preferujících levou packu (24 % jedinců preferujících pravou packu a 28% levou packu) [94].

Preferovaná končetina se u šimpanzů mění v závislosti na úkolu, pro který je tato preferenční končetina stanovována. Když šimpanzi používají prsty k setření jídla z předmětu, který zároveň druhou rukou drží, preferenčně využívají k setření/vyštouření jídla pravou končetinu [44]. Při lovení termitů preferují levou ruku [96]. Tyto závěry se shodují s předešlými studiemi, které navrhují, že u primátů se na úrovni populace levá ruka specializuje na uchopení, vytržení, podání nebo chycení určitého pohyblivého předmětu a pravá ruka se preferenčně používá při manipulaci a úkonech ve stereotypních situacích a pro oporu pohybu těla [41].

Síla laterality i směr preferované končetiny se u volně žijících langurů čínských (*Rhinopithecus roxellana*) mění v závislosti na jejich činnosti. Při jednoruční péči o srst jen 35 % zvířat vykazovalo

konzistentní preferenci jedné končetiny na individuální úrovni (15 levorukých a 11 pravorukých) naproti tomu, pokud zvířata používala při péči o srst obě končetiny (jedna je v tomto chování vždy dominantní) projevila se u langurů silná preference dominantní končetiny na populační úrovni [97].

#### 4.5. Lateralita na populační úrovni

Šimpanzi učenliví vykazují populačně konzistentní preferenci pravé končetiny v poměru 2 : 1 pro koordinovaný obouruční úkol (jednou rukou drží trubku a druhou, preferenční, vyšťourávají z trubky nebo jiného dutého objektu jídlo viz obrázek 2.) [44], [81]. Tuto populační konzistenci projevují i při obouručním krmení (54 jedinců preferujících pravou ruku, 28 levou) [80]. Tato populační lateralita byla nalezena i v novějších výzkumech pro koordinovaný obouruční úkol a při různých manuálních gestech [26]. Naproti tomu šimpanzi pozorovaní ve volné přírodě vykazují konzistentní preferenci levé končetiny lovu termitů (12 levorukých a 4 pravorucí) [96]. Rozdíly v preferenci končetiny mezi v zajetí chovanými šimpanzi a šimpanzi pozorovanými ve volné přírodě jsou pravděpodobně způsobeny rozdílnými postupy ve zjišťování preferenční končetiny spíše než rozdílnou populační preferencí končetiny [1]. Preference pravé končetiny pro manuální gesta a házení předmětů je asociovaná s větším zvrásněním specifických oblastí levé mozkové hemisféry oproti pravé mozkové hemisféře. Jedinci preferující pro toto chování levou končetinu žádné takovéto rozdílné zvrásnění mezi levou a pravou mozkovou hemisférou nevykazují [98]. Šimpanzi preferující pravou končetinu pro používání nástrojů také projevují větší levostranné asymetrie v posteriorní oblasti mozečku oproti levorukým jedincům [99].



obrázek 2. – koordinovaný obouruční úkol při testování preferované končetiny u šimpanzů [44].

V podobném obouručním koordinovaném úkolu jako u šimpanzů se prokázala preference pravé končetiny (28 pravorukých a 12 levorukých) u makaků rhesus [37].

Při dopadu na zem většina kosmanů bělovousých preferenčně dopadá na zem první pravou rukou následovanou levou rukou a poté pravou nohou a levou nohou. Tato konstantní preference pravé strany pravděpodobně ukazuje na laterality na populační úrovni (8 první dopad na pravou 3 na levou), podobně je tomu při odrážení k výskoku (11 jedinců z 17 preferuje pravou stranu). Tyto výsledky naznačují, že pravá ruka je u šimpanzů silnější než levá [59].

Paviáni anubi projevují dlouhodobě konzistentní preferenci pravé končetiny v různých úkolech. Pro koordinovaný obouruční úkol 52 jedinců použilo preferenčně jejich pravou končetinu a 33 levou avšak žádná průkazná směrová preference nebyla zaznamenána při jednoručním sběru jídla [100].

Languři čínští ve volné přírodě preferenčně používají levou končetinu (81 % levorukých jedinců, 19 % pravorukých) při obouruční péči o srst [97].

Potkani při získávání potravy používají preferenčně pravou končetinu na úrovni populace (73 % jedinců preferuje pravou a 20 % levou) [101]. Podobné výsledky byly získány i v dalším výzkumu kdy pro získávání potravy jednou končetinou 56 z 68 potkanů používalo preferenčně jejich pravou končetinu, graf distribuce pravorukých a levorukých jedinců připomíná písmeno J jako je tomu u lidí [71].

U létavce stěhovavého (*Miniopterus schreibersii*) se při šplhání po stěně plastového válce určovala preferenční končetina. Většina zvířat (74 %) používala pro tuto činnost preferenčně levou končetinu [102].

Závodní koně při přechodu z klusu do cvalu při prvním cvalovém skoku vycházejí dopředu určitou končetinou a druhá přední končetina je mezitím na zemi. Pokud si tento vzor udrží i v dalších cvalových skocích je tato první končetina považována za preferenční končetinu přechodu do cvalu. Koně napříč různými plemeny vykazují konzistentní preferenci pravé končetiny (90,9 % jedinců preferujících pravou končetinu). Další kritérium určení preferenční končetiny u koní je určení podle toho jakou končetinou napřed vyběhají ze startovního boxu. Výsledky jsou však velice podobné, byla zjištěna preference pravé končetiny na populační úrovni (90,2 % jedinců preferujících pravou končetinu) [103].

Psi projevují pro tři různé úkoly různou míru laterality. Pro první úkol zvednutí tlapy na povel projevuje preferenci určité končetiny 94 % jedinců, z toho 55 % konzistentně preferuje zvednutí pravé končetiny a 39 % zvednutí končetiny levé. Pro druhý úkol, při kterém se hodnotilo, jakou končetinou si psi preferenčně odhrou zabraňují, vykazovalo preferenci určité končetiny 85 % jedinců. Z toho 51 % psů preferenčně používalo pravou končetinu a 34 % levou. Při třetím úkolu

měli psi za úkol dostat pamlskek z uzavřené nádoby, přičemž k tomuto využívali preferenční končetinu. 91 % jedinců vykazovalo konzistentní preferenci jedné končetiny, ale u tohoto úkolu se nijak významně nelišil počet jedinců preferujících pravou a levou končetinu [66].

#### 4.6. Shrnutí

Výše jsem uvedla nejvýznamnější příklady motorické lateralitity na individuální i populační úrovni. Motorická lateralita je známá u mnoha druhů savců a je ovlivněna mnoha různými faktory. Obecně se dá říci, že minimálně u některých savců má na směr i sílu lateralizovaného chování vliv exprese pohlavních hormonů a tak se projev lateralitity může měnit i v závislosti na aktuální fázi estrálního cyklu. Rovněž personalita zvířat souvisí s jejich lateralitou, i když není úplně jasné, zda personalita zvířete ovlivňuje lateralitu nebo naopak. Síla motorické lateralitity jak se zdá u většiny savců roste s ontogenetickým vývojem jedince, za což je pravděpodobně zodpovědné zrání motorického systému mozku. Zároveň se lateralita nejvíce mění v závislosti na chování, pro které je zaznamenána, za což je zodpovědná lateralizace mozku, kdy se mozkové hemisféry specializují na různé aspekty chování a tak se mění i behaviorální motorická lateralita. To je pravděpodobně i důvod často rozdílných zjištění o motorické lateralitě u daného druhu.

## 5. Lateralita v rotačním chování

Lateralita rotačních pohybů se zařazuje do podkategorie širšího tématu lateralitity v motorickém chování [3]. Podobně jako u motorické lateralitity je i u lateralitity rotačních pohybů užitečné rozlišovat několik úrovní tohoto jevu: jednak je možné rozlišit rotace celého těla od rotací částí těla, a dále je vhodné rozlišit lateralitu rotačních pohybů na individuální a populační úrovni.

### 5.1. Rotace celého těla

Lateralita rotačních pohybů celého těla se u savců pohybujících se po souši projevuje zejména v horizontální rovině, kdy se celé tělo otáčí kolem vertikální osy těla (tzv. yaw axis- otáčení, zatáčení, odbočení). U létajících a vodních savců, kteří se pohybují v 3D prostředí může být rotace lateralizována i ve transverzální rovině těla, tedy okolo podélné osy těla (tzv. roll axis-točení, rotování) např. u kytovců [43]. V sagitální rovině těla je rotace možná, ale z definice nemůže být lateralizována, protože se odehrává v rovině levo-pravé symetrie (tzv. pitch axis-sklánění) [104]. Komplikací v případě popisu a analýzy rotací celého těla u člověka je pak skutečnost způsobená bipedním postojem a pohybem. Rotuje-li například delfín nebo pes podél podélné osy těla (tj. podél páteře) „pravou končetinou napřed“, je tato rotace obvykle popisována jako „doprava“ či „po směru hodinových ručiček“. Pokud se ale vzpřímeně krácející člověk otáčí „pravou končetinou napřed“, bývá

tato rotace označována jako „otáčení doleva“ nebo „protisměru hodinových ručiček“, ač jde z hlediska tělesných os o tentýž pohyb [43], [104].

#### 5.1.1. Lateralita na individuální úrovni

Při výzkumu [105] byla zaznamenávána spontánní rotace těla u laboratorních potkanů individuálně umístěných ve válcích o průměru 30 cm, přičemž naprostá většina zvířat (90 %) vykazovala individuální lateralitu, tj. významně častěji se otáčela buď nalevo, nebo napravo. Individuální preference určité strany otáčení se projevila i u potkanů během plavání, prozkoumávání otevřeného prostoru a při sestoupení dolů z překážky [106].

V Morrisově vodním bludišti laboratorní myši vykazují jen slabou individuální lateralitu. Jen 55% myší vykazovalo konzistentní stranovou preferenci během celého pokusu a nebyla zaznamenána preference určité strany otáčení na úrovni populace [107]. V dalších pokusech vykazovalo konzistentní stranovou lateralitu jen o trochu více myší (59 %) [108].

Závodní chrti projevují konzistentní preferenci určitého směru, ve kterém se pohybují, hned po vyběhnutí ze startovacího boxu. Tento jejich preferovaný směr se nemění v dalších závodech [109].

Komba garnettova (*Otolemur garnettii*) projevuje individuální stranovou preferenci pro několik různých typů rotací celého těla. Při otáčení v bipedním postoji (3 vlevo, 8 vpravo), v kvadrupední pozici (6 vlevo, 8 vpravo) a při rotaci když zvíře seskakuje ze stromu (8 vlevo, 4 vpravo) [110].

U malp hnědých jen 60 % jedinců konzistentně preferuje určitou stranu při otáčení celého těla v stereotypním chování. 11 jedinců preferuje otáčení vpravo a 13 vlevo [111].

Muži projevují individuální lateralitu v preferované straně točení, avšak žádná strana nebyla preferovaná na populační úrovni (51 % jedinců preferujících pravostranné otáčení) [112].

##### 5.1.1.1. Individuální lateralita ovlivněná pohlavím

Preferovaná strana ani počet rotací se u křečků (*Mesocricetus auratus*) nijak výrazně nemění v závislosti na pohlaví jedince [34], [39].

Mimo estrální cykly se ani v Morrisově vodním bludišti myši svou expresí lateralit rotáčnických pohybů nijak neliší v rámci pohlaví. V estrálním cyklu samice naopak vykazují vyšší počet rotací a vyšší míru individuální lateralit [107]. Samci v tomto testu vykazují vyšší míru nehybného chování, které je pravděpodobně způsobeno stresem [108].



U malp hnědých síla preferované rotace souvisí s ontogenetickým vývojem i pohlavím jedince. Nejsilnější míru laterality vykazují dospělé samice u nedospělých jedinců však žádný rozdíl mezi samci a samicemi není [111].

U lidí je individuální laterality ovlivněná pohlavím jedince, nejvýraznější preferenci točení vykazují ženy. Zároveň ženy provádějí častější rotace než muži [112]. Tento rozdíl byl více patrný u žen, které užívaly hormonální antikoncepci, což ukazuje na vliv pohlavních hormonů na toto chování [113]. U dětí, které celkově vykazují častější rotační chování a větší preferenci strany zatačení, projevují vyšší míru lateralizovaného chování chlapci [114]. I v dalším výzkumu se zjistilo, že chlapci vykazují silnější preferenci (66 % chlapců se preferenčně otáčí vlevo a 53 % dívek) v straně otáčení při různých úkolech [115].

#### *5.1.1.2. Individuální laterality v souvislosti s jinými individuálními rozdíly v chování*

U myši v Morrisově vodním bludišti jedinci preferující rotaci vpravo vykazují vyšší míru nehybného chování. Toto chování na rozdíl od většiny ostatních jedinců vykazují už při prvním nuceném plavání a i při dalším testování je u nich toto nehybné chování více konzistentní než u ostatních jedinců [108]. Což je v souladu s předchozími výsledky, podle kterých potkani preferující rotaci vpravo jsou náchylnější k naučení bezmocného chování [116].

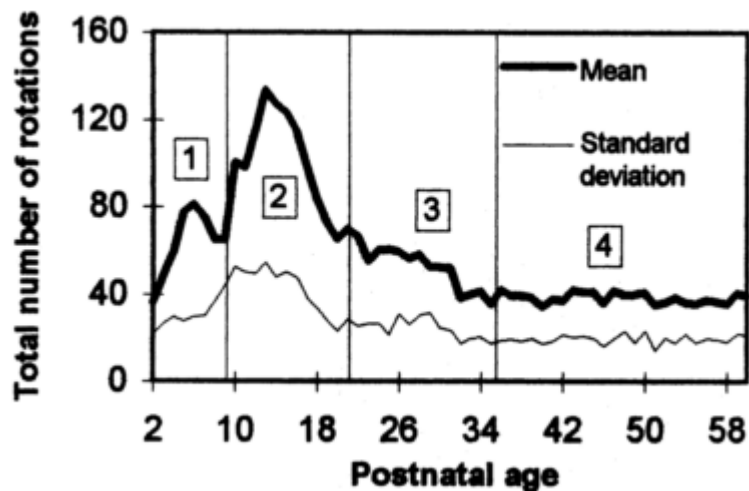
Koně, kteří se v reakci na nový stimul prezentovaný vždy 5 metrů od nich čelním směrem otáčeli k útěku doprava, vykazují delší útekovou vzdálenost než koně otáčející se doleva [117].

U potkanů jedinci preferující pravostranný směr otáčení jsou všeobecně mnohem aktivnější a vykazují silnější stranovou preferenci než jedinci preferující levý směr otáčení [118].

U lidí bylo zjištěno, že čím silnější je individuální preference pro levostrannou rotaci, tím tento jedinec lépe zvládá vizuálně-prostorové testy [119].

#### *5.1.2. Ontogenetické změny v expresi laterality*

Většina křečků (80 %) během dlouhodobé studie vykazovala během celého jejich vývoje konzistentní stranovou preferenci, avšak jen několik dospělých zvířat si zachovalo výrazně lateralizované chování do dospělosti. Na základě počtu rotací byla ve vývoji křečků identifikována 4 období, první vlna nárůstu rotací během prvního týdne vývoje, v druhé fázi nastává další nárůst počtu rotací, za který pravděpodobně může zlepšování motorických schopností, po dvacátém dni vývoje počet rotací postupně klesá a od 35 dne vývoje se počet rotací ustálí viz. obrázek 3. [39]. Uziel a kolektiv navrhuje, že snížení lateralizovaného chování v průběhu vývoje podporuje teorii Michaela Corballise, že se motorické vlastnosti s ontogenetickým vývojem stávají více symetrické [120].



Obrázek 3. – Tento graf ukazuje ontogenetický vývoj v počtu rotací u křečků. Na ose x je znázorněn počet dní od narození, na ose y je počet rotací, které křečci pro dané stadium vývoje projevují.

Z křivky se dá posoudit, že křečci prodělávají 4 fáze vývoje podle počtu rotací [39].

I u lidí vykazují nejvýraznější preferenci určité strany spontánních rotačních pohybů děti [112]. Pokud se však rotace odehrává za účelem vyhnutí se určité překážce v lokomoci, vykazují preferenci určité strany rotace dospělí a malé děti naopak žádnou preferenci nevykazují. Preference pro toto chování se pravděpodobně vyvíjí u adolescentů [121].

U mořských keporkaků (*Megaptera novaeangliae*) síla preference rotací při lovu potravy roste s věkem jedince [122].

Dospělí jedinci u malp hnědých častěji provádí rotace celého těla v stereotypním chování, ale neprojevuje se u nich preference rotačních pohybů na populační úrovni. Nedospělí jedinci provádějí nižší počet rotací, ale preferenčně se otáčí vlevo na populační úrovni [111].

### 5.1.3. Změna laterality v závislosti na okolních situacích

#### 5.1.3.1. Změny laterality v sociálním chování

Jak zmiňuji ještě níže v podkapitole o rotačních pohybech na populační úrovni delfíni skákaví (*Tursiops truncatus*) v bazénu plavou dokola kolem okraje bazénu preferenčně proti směru hodinových ručiček (na severní polokouli) preference rotace se změnila, pokud byli delfíni ve skupině. Okamžitě se všichni začali točit napravo. Je možné, že toto chování souvisí s jejich sociálním chováním, ale spíše je pravděpodobné, že nejsilnější jedinec, který v tomto případě preferoval směr točení vpravo, se začal točit a ostatní ho jen následovali. Jakmile byli delfíni odděleni, tak se začali opět točit v jejich preferovaném směru rotace [123]. Každopádně toto chování je sociálně závislé ať

už přizpůsobením se silnějšímu jedinci v jeho preferované straně rotace, nebo změnou preferenční strany při určitých sociálních interakcích.

Sobi polární (*Rangifer tarandus*) v přirozených podmínkách nevykazují prokazatelnou preferenci strany odbočení, ale pokud je větší stádo sobů zavřeno v ohradě nebo donuceno se shluknout na otevřeném prostoru, začínají se zvířata točit proti směru hodinových ručiček (doleva) a celé stádo vytváří "vír" točící se doleva. Toto chování se objevuje až ve stádě čítajícím 20 - 25 jedinců a je pravděpodobně indukované stresem jako jistý druh antipredačního chování. Tato levotočivá preference je konstantní a objevuje se v naprosté většině chovů na území Norska [124].

#### 5.1.3.2. Změny laterality v závislosti na environmentálních podmínkách

Preferovaný směr výběhu závodních chrtů ze startovacích boxů se nemění v rozdílných environmentálních podmínkách trati ani během dalších závodů, při kterých se mění i rozmístění startovacích boxů, rovněž tento preferovaný směr nesouvisí s umístěním návnady, za kterou pes běží [109].

Existuje předpoklad, že častá manipulace v prvních fázích vývoje živočichů může vést k vyššímu lateralizovanému chování v dospělosti [125]. Lateralita u křečků nesouvisí s jejich častou manipulací. Skupina křečků, s kterými bylo v raných fázích vývoje manipulováno, se v expresi laterality rotačních pohybů nijak nelišila od kontrolní skupiny, s kterou nebylo nijak neobvykle manipulováno [34].

U delfínů se nemění jejich preferovaná strana otáčení okolo okraje bazénu v závislosti na straně, jakou byli do bazénu vypouštěni ani v závislosti na čase, který v bazénu strávili nebo na jeho velikosti [123]. Naopak jejich preferovaná strana otáčení závisí na zemské polokouli, na které jsou chováni. Na severní polokouli se delfíni v zajetí preferenčně točí vlevo (proti směru hodinových ručiček). Na jižní polokouli naopak vykazují delfíni preferenci plavání po směru hodinových ručiček (vpravo). Je možné, že rotační chování u delfínů tedy ovlivňuje magnetické pole země nebo Coriolisova síla [126].

U dětí se preference strany otáčení mění v závislosti na druhu rotačního chování, to by mohlo vysvětlovat řadu protichůdných výsledků uvedených v další podkapitole [115]. Pokud lidé běhali v testovací místnosti v kruhu, závisela jejich preference směru běhu (po směru, proti směru hodinových ručiček) na jejich startovní pozici. Pokud vybíhali ze startovní pozice, tak že směřovali přesně na střed kruhu při 46 z 65 testování, běželi proti směru hodinových ručiček. Pokud startovali z levé strany kruhu (jejich pravá strana směřovala do středu kruhu) v 70 % případů běhali po směru

hodinových ručiček. Pokud startovali z pravé strany kruhu, v 95 % případů běhali proti směru hodinových ručiček [127].

Trénované tanečnice a gymnastky se liší preferovanou stranou otáčení i silou preference od netrénovaných jedinců [128], [129]. Toto chování může být způsobeno vlivem tréninku na individuální preferenci otáčení, případně odpozorováním stranové preference od lektorů. U trénovaných jedinců alespoň v některých typech rotací závisí směr otočky na preferenční noze, která se do této otočky odráží, tato preference nebyla zaznamenána u netrénovaných jedinců. Preference nohy by mohla některý typ otoček usnadňovat, což se pravděpodobně může více projevit u trénovaných jedinců, kteří mají lepší techniku pohybu [130].

#### 5.1.4. Lateralita na populační úrovni

V dlouhotrvající studii Danieli Uziel sledující spontánní rotační pohyby v cylindrických arénách bylo zjištěno, že křečci vykazují slabou populační lateralitu s preferenční stranou rotace vpravo (asi 55% všech otoček na populační úrovni) v prvním týdnu života, ale pak až do dvou měsíců se již žádná preferovaná strana rotací na populační úrovni neprokázala [39].

U lateralizovaných potkanů ve studii [105] mírně převažoval počet jedinců preferujících rotace vpravo. V další, navazující studii prováděné na větším počtu celkem 602 jedinců [118] byla potvrzena mírná převaha (54.8 %) jedinců otáčejících se doprava, což ukazuje na statisticky průkaznou, avšak nepříliš silnou lateralitu na populační úrovni u potkanů.

Velmi silná lateralita (mezi 80% - 97% všech rotací bylo vpravo) v rotacích podél longitudinální osy (tedy ve frontální rovině) byla prokázána u šesti populací kosticovců, v jejichž potravním chování se vyskytuje několik druhů rotací [131], [132],[133], [122]. Zastoupení jedinců preferujících pravou a levou stranu otáčení v potravním chování je v tomto chování velice podobné jako zastoupení pravorukých a levorukých jedinců v populacích lidí [122]. Rovněž delfíni skákaví během jejich potravního chování projevují preferenční rotace vpravo. Podélně rotují při velmi náročné lovecké taktice spočívající ve vyhánění ryb na pláž. Všechny 9 delfínů pro toto chování projevovalo silnou preferenci rotace vpravo [134] a i v předcházejících studiích se u delfínů zjistila silná preference rotace vpravo na populační úrovni při tomto potravním chování [104].

Delfíni v zajetí na severní polokouli vykazují stereotypní rotační pohyby plavání dokola okolo okraje bazénu. Ve studii zkoumající 13 delfínů skákavých většina (85 %) delfínů preferovalo směr plavání doleva (proti směru hodinových ručiček) a většina z nich měla tuto preferenci natolik silnou, že pokud byli v bazénu sami, ani jednou během pokusu nevykázali opačnou rotaci [123]. Toto chování

bylo rovněž pozorováno později, kdy 4 z 5 zkoumaných delfínů preferovalo směr otáčení proti směru hodinových ručiček [135].

Komba jižní (*Galago moholi*) a maki trpasličí (*Microcebus murinus*) se preferenčně otáčejí kolem podélné (longitudiální) osy těla doleva - proti směru hodinových ručiček na populační úrovni (21 jedinců preferuje otočení doleva 1 doprava)[46].

Určitá, byť malá preference jedné strany otáčení byla nalezena i u lidí. Při testování dětí ve věku 3-6 let na stranovou preferenci krouživých pohybů celého těla nebo otáčení kolem vertikální osy těla při různých činnostech byla u obou typů chování prokázána různě silná (55%-70%) stranová preference kroužení nebo točení proti směru hodinových ručiček [114]. Děti v jiných úkolech prokázaly podobnou míru laterality na populační úrovni (60 %) směrem vlevo – proti směru hodinových ručiček [115]. Tato zjištěná levostranná preference rotačních pohybů se shoduje s předešlými studiemi [119]. [136] zjistili, že prepubertální hoši i dívky se spontánně otáčejí celým tělem převážně doleva. Adolescenti také preferovali otáčení vlevo proti směru hodinových ručiček při běhu (71 %) a chůzi (59 %) [137]. Při otáčení v chůzi tam a zpět preferuje většina lidí otáčení vlevo (33 jedinců se preferenčně otáčí vlevo a 8 vpravo) [138]. Spontánní stranová preference otáčení vlevo během 20 hodin nerušeného chování byla u dospělých lidí zjištěna i v novější studii [139] – 27 z 36 lidí v této studii se otáčelo více vlevo, ovšem celková populační převaha otoček vlevo byla jen 55%. Na druhé straně na témže vzorku lidí se neukázala žádná populační lateralita při chůzi na místě či dopředu se zakrytými očima. Autoři výsledky interpretují tak, že lateralita otáčení je závislá na vizuální zpětné vazbě. V jiném výzkumu byla prokázána levostranná preference otáčení (64 %) avšak jen u žen, u mužů se projevovala jen individuální lateralita [112]. Pokud mají lidé běhat v kruhu, preferují při startovní pozici ve středu testovací místnosti běhání proti směru hodinových ručiček – otáčení vlevo (při 46 z 65 testování) [127]. Tento předpoklad, že přirozená preference rotačních pohybů u lidí je proti směru hodinových ručiček (levotočivě), potvrzuje fakt, že tři čtvrtiny bruslařů ve světových pohárech preferují otočky v levotočivém směru [140].

Naproti tomu v jiných výzkumech bylo zjištěno, že lidé se preferenčně otáčejí doprava (46 jedinců se preferenčně otáčí vpravo, 15 vlevo) [113]. Tato studie ovšem využívala jiné mechanismy zjišťování stranové preference, než předešlé studie. Lidem byly postupně pouštěny zvuky ze 4 magnetofonů, které byly rozmístěny v místnosti přesně do všech 4 směrů. Zvuky se spouštěly náhodně a lidé stáli na začátku pokusu uprostřed a měli za úkol dojít k magnetofonu, ze kterého slyší zvuk. Další zvuk jim byl náhodně puštěn zleva, zprava nebo zezadu a po celý tento pokus byl zaznamenáván směr otáčení k dalšímu zvuku. Myslím si, že toto chování by spíše mohlo vypovídat o

percepční sluchové lateralitě, případně by jí mohlo být alespoň ovlivněno. I pokud se lidé vyhýbali při lokomoci určité překážce, byla zjištěna preference obejít tuto překážku z pravé strany [121].

Profesionální tanečnice preferují při otočkách kolem podélné osy těla točení po směru hodinových ručiček - vpravo, naproti tomu při stejných otočkách preferují netrénované ženy točení proti směru hodinových ručiček. [128]. I u mladých dívek se preferovaná strana točení mění v závislosti na trénovanosti, 66 % a 92 % mladých studentek taneční školy (pro dva druhy rotací) preferují točení vpravo, netrénované dívky vlevo (52 %) [130]. Podobné výsledky jsou nalezeny i ve vztahu mezi trénovanými gymnastkami a netrénovanými jedinci [129].

## 5.2. Rotace částí těla

Tato kapitola je stručnější než předchozí kapitola o rotacích celého těla, tudíž nebude členěna do podkapitol.

Lateralita rotačních pohybů částí těla se může projevat stejně jako rotace celého těla otáčením v horizontální rovině kolem vertikální osy těla (např. mávání ocasu), tak ve frontální rovině (např. rotace hlavy) [141].

Mláďata šimpanzů vykazují lateralitu na populační úrovni (30 jedinců preferujících rotaci doprava, 6 doleva) při preferenci rotace hlavy doprava v poloze lehu na zádech [142][143]. Podobné výsledky byly zjištěny i u dalších druhů primátů včetně člověka [144]. Naopak mláďata malpy hnědé vykazují konzistentní preferenci stáčení hlavy doleva, 12 malp preferuje rotaci hlavy vlevo a 4 vpravo [145]

U psů byla zjištěna rotace hlavy doleva v experimentální situaci, kdy při krmení byly psům v obou vizuálních hemisférách současně projektovány shodné siluety podnětu představujícího hrozbu nebo alarmující situaci (např. hada, kočku), při jiném typu situace toto preferenční otáčení hlavy doleva nenastalo [146]. Toto stočení hlavy je zřejmě dáno sensorickou lateralizací, kdy jsou nečekané podněty vnímané jako hrozba silněji vnímány levým okem, tedy pravou mozkovou hemisférou [50]. Zároveň bylo zjištěno, že doba, na kterou zvíře přerušilo krmení, byla delší, pokud hlavou otáčelo vlevo [146]. Podobné chování projevovali psi i v reakci na signály zvukové, zvuk kočičího mňoukání a štěkání jiného psa vyvolal preferenční rotaci hlavy vlevo, což opět ukazuje na aktivaci pravé mozkové hemisféry, která se specializuje na zpracování silných emocí. Na povel "sedni" v polštině psi také reagovali, ale neprojevila se žádná preference strany otáčení hlavy, na neznámé slovo v cizím jazyce psi nereagovali [147].

U psů byla rovněž zaznamenávána amplituda vychýlení ocasu při vrtění v reakci na různé podněty. Na populační úrovni prokazatelná stranová preference vrtění ocasem vpravo se projevila při reakci psa na majitele, cizí osobu a kočku. Naopak preference levé strany nastala přirozeně bez žádného stimulu a v reakci na cizího dominantního psa. Rychlost vrtění nezáležela na preferované straně, ale na jednotlivém stimulu [148].

V zajetí chovaní sloni indičtí (*Elephas maximus*) projevují stranovou preferenci při různých úkonech s chobotem. Významná individuální stranová lateralita byla zjištěna pro potravní chování – ovíjení chobotu kolem potravy (5 jedinců preferujících levou stranu a 3 pravou), kývání chobotu při odpočinkovém chování (6 jedinců preferujících levou stranu 1 pravou), při dotýkání se chobotem těla (4 jedinci preferující levou a 2 pravou stranu) a při písečné koupeli (nabírají písek chobotem a házejí si ho na tělo) 5 jedinců preferujících levou stranu a 2 pravou. Jedinci si většinou drželi svou preferenční stranu napříč úkoly, ale nejsilněji se projevovала lateralita v potravním chování [149]. I u volně žijících slonů indických byla zjištěna individuální lateralita v používání chobotu během získávání a zpracování potravy [150].

Komba garnettova projevuje individuální stranovou preferenci stáčení ocasu při odpočinku. Všech 16 testovaných zvířat projevilo konzistentní stranovou preferenci (9 jedinců vlevo, 7 vpravo) [110].

Při rotacích hlavy kolem vertikální osy těla jen 4 z 14 lemurů vari (*Varecia variegata*) projevuje individuální stranovou preferenci naklánění hlavy a nebyla nalezená žádná preference natáčení hlavy na úrovni populace (2 jedinci vpravo 2 vlevo) [151].

U dvou druhů opic kotula veverovitého (*Saimiri sciureus*) a chápana středoamerického (*Ateles geoffroyi*) byla zjištěna výrazná individuální stranová lateralita ve stáčení ocasu při odpočinkovém chování. U vřeštana pláštíkového (*Alouatta palliata*) žádná individuální lateralita zjištěna nebyla. U všech tří druhů nebyly zaznamenány žádné rozdíly v tomto chování v závislosti na pohlaví ani na vnějších podmínkách [152]. Chápani středoameričtí vykazovali také velmi výraznou individuální lateralitu při uchopování drobné potravy ocasem, avšak na populační úrovni se lateralita neprojevila [153].

Hulmani posvátní (*Semnopithecus entellus*) během hravého chování otáčejí hlavou. V sociálním hravém chování jsou tyto otočky celkově častější a převažuje preference rotace vpravo oproti solitérní hře [141].

### 5.3. Souvislost laterality rotací s jinými aspekty laterality

Delfíni vykazují silnou preferenci rotačního směru, kterým plavou dokola okolo okraje bazénu. S touto jejich silnou stranovou preferencí souvisí i morfologická laterality. Vykazují zakřivení hřbetní ploutve na preferovanou stranu rotace, které se projevilo krátce po jejich zajetí. Avšak jejich preferovaný směr rotace nesouvisí s jejich vizuální laterality [123].

Preferovaný směr, kterým závodní chrti vyběhají ze startovního boxu, nesouvisí s jejich preferenční končetinou, avšak koreluje s jejich preferenční pozicí na závodní dráze [109]. Strana, na kterou psi preferenčně stáčí hlavu, se liší v závislosti na prezentovaném stimulu a souvisí s vizuální laterality [146].

U malp hnědých koreluje směr otáčení s jejich zjištěným dominantním okem, preferenčně se točí za dominantním okem. Avšak jejich preferenční končetina s preferovaným směrem otáčení celého těla nesouvisí [111]. Rovněž u mláďat malp hnědých nesouvisí jejich preferovaný směr otáčení hlavy s budoucí preferencí končetiny [145].

U opic preferujících stáčení ocasu při odpočinkovém chování na určitou stranu nebyla zjištěna žádná korelace mezi preferencí končetiny a preferovanou stranou stáčení ocasu [152].

U komby ušaté byla zjištěna korelace strany otáčení v kvadrupední a bipední pozici avšak preferovaná strana rotace při skoku ze stromu nekorelovala s žádným dalším zjišťovaným parametrem. S otočením v bipední postojí rovněž korelovala strana stáčení ocasu a preferovaná končetina pro sběr potravy v kvadrupední pozici [110].

U řady druhů primátů včetně lidí bylo zjištěno preferenční naklánění hlavy u novorozenců doprava. Tato preference stáčení hlavy je populačně konzistentní a je pravděpodobné, že by mohla korelovat s preferencí pravé končetiny v dospělosti. [144],[142].

U poloopic (maki trpasličí a komba jižní) nebyla nalezena žádná shoda v preferované končetině pro získávání potravy a preferovaném směru otáčení celého těla [46].

Při sběru drobné potravy ocasem chápaní středoameričtí projevovali preferenci určité strany, která korelovala s preferovanou stranou stáčení ocasu během odpočinku, ale nesouvisela s jejich ruční preferencí [153].

Preference rotačních pohybů u lidí je ovlivněna jejich preferenční končetinou. U praváků byla zjištěna preference otáčení vlevo 73 % u leváků jen 57 % [138]. I při dalších výzkumech se zjistilo, že praváci se preferenčně otáčejí vlevo. U leváků byla zjištěna zvýšená tendence otáčení vpravo a zároveň



byla jejich síla preference větší než u praváků [154]. U mužů je rotační chování asociováno s preferencí oka (44 z 67 jedinců preferuje stejný směr laterality), spíše než s preferencí končetiny a nohy (jen 38 a 36 jedinců preferujících stejný směr lateralizovaného chování). Naopak ženy obecně preferují točení v opačném směru než je jejich preference oka, ruky a nohy [112].

Tanečnice preferují pro provádění piruet směr točení vpravo, tento směr je pravděpodobně naučený tréninkem a pravděpodobně odráží přednostní používání jedné končetiny při odrazu do piruety. Preferovaný směr točení nesouvisí s vizuální lateralitou neboť stejný směr i sílu této preference vykazují jedinci i při testování se zavázanýma očima [130]. Tento preferovaný směr souvisí i s vestibulo-spinální asymetrií [155].

#### 5.4. Neuroanatomické a neurohormonální pozadí laterality rotačních pohybů

U savců je rotační asymetrie přisuzována hemisférickým rozdílům v nigrostriálním systému, ve kterém se nacházejí dopaminergní neurony. Průkazně zvýšený obsah dopaminu byl zjištěn v corpus striatum kontralaterální hemisféry k preferované straně otáčení. Tyto rozdíly v obsahu dopaminu nebyly indukovány stresem ani učením během pokusu a jsou normální [8]. Že je za rotační asymetrie zodpovědná aktivita nigrostriálního systému naznačuje i fakt, že pokud má potkan voperovanou jednostrannou lézi striatu, která způsobí ztrátu dopaminergních neuronů transportujících dopamin [156], způsobí tato léze kontralaterální rotace a s velikostí léze koreluje i intenzita rotací [105]. Potkani, kterým byl unilaterálně aplikovaný 6 - hydroxydopamin do substantia nigra (tato látka poškozuje dopaminergní neurony v nigrostriálním systému) se ve velké aréně natáčeli k okraji arény stranou kontralaterální k mozkové hemisféře bez zásahu. Zvýšené dávkování této látky vedlo ke zvýšenému počtu rotací kontralaterálních ke zdravé hemisféře [157]. Stejně chování bylo zaznamenáno i při výzkumech využívající jiný princip, amfetaminem indukované rotace [158]. Lidští pacienti trpící parkinsonovou chorobou (neurodegenerativní onemocnění související s degenerací nervových buněk v substantia nigra, které produkují dopamin) projevující se asymetrií v nigrostriálním systému mozku se preferenčně otáčejí kontralaterálně ke straně mozku s vyšší produkcí dopaminu [112]. U lidí se tedy pravděpodobně na asymetrii v rotačním chování také podílí rozdílná sekrece dopaminu. Vzhledem k tomu, že jsou pro různé typy rotací pozorovány u lidí rozdílné preference strany otáčení dopaminergní systém regulace rotací tak pravděpodobně nekontroluje stejně lateralizaci pohybů celého těla. Pro úkoly, při kterých měli lidé zavázané oči, se neprojevila žádná preferenční strana otáčení, na rozdíl od spontánních rotací s možnou vizuální stimulací, kde se projevila preference otáčení doleva na populační úrovni. Autoři navrhují, že vizuální stimulace by mohla vést k zlepšené aktivitě pravé mozkové hemisféry (která se specializuje na vizuálně prostorové vnímání), a to by mohlo vést k zvýšení sekrece dopaminu v pravé mozkové hemisféře (substantia

nigra) a tím k vyššímu počtu otáček vlevo [139]. Při ručně ovládané virtuální navigaci v morrisově vodním bludišti bylo u lidí pozorováno mnoho zatáček. Tyto zatáčky zaznamenané ve virtuálním morrisově bludišti korelují se zjištěnými asymetriemi v objemu mozkových částí souvisejících s prostorovou orientací. Lidé preferují směr zatáčení na stranu mozkové hemisféry s větším objemem mozečku, putamenu (část corpus striatum) a pouze u mladší jedinců byla zjištěna i preference otáčet se na stranu s ipsilaterálně větším hipokampem [159].

Neurohormonální regulace rotačních preferencí pravděpodobně nebude jediným mechanismem laterality rotačních pohybů. V testované populaci myší se prokázalo, že počet silně lateralizovaných jedinců i počet jejich celkových rotací ve vodním bludišti, je výrazně vyšší u myší s nevyvinutým nebo jen mírně vyvinutým kalózním tělesem (corpus callosum). Počet jedinců preferujících pravou a levou stranu se však u testovaných skupin neměnil. Je tedy pravděpodobné, že corpus callosum má vliv na míru individuální laterality, ale neovlivňuje preferovaný směr rotace na populační úrovni [160].

V rané ontogenezi může ovlivnit vývoj rotačního chování etanol. V prvním postnatálním týdnu (ekvivalent vývoje v třetím trimestru těhotenství u lidí) byl myším podán etanol, což vedlo k tomu, že v dospělosti vykazovali tyto jedinci v aréně s vodou vyšší míru lateralizovaného chování a v jejich populaci převládala preference rotace vpravo. To vede k závěru, že podání etanolu v raném vývoji ovlivňuje mozkovou asymetrii [161].

## 5.5. Tabulka prací

Součástí mé bakalářské práce je souhrn nalezených prací na téma laterality rotačních pohybů zpracovaný v tabulce. Ke každé práci jsem zaznamenala do tabulky zjištění dané práce. Prázdné pole znamená, že se tímto aspektem práce nezabývala, - znamená, že se tímto aspektem práce zabývá, ale nebyl zjištěn (např. populační laterality – znamená, že v této práci nebyla zjištěna populační laterality), + znamená, že byl tento aspekt chování zjištěn. Změny v ontogenezi ↗ znamená, že preference nebo počet rotací byl výraznější u dospělců a rostl s věkem, naopak ↘ znamená, že rotace byly nejčastější u mladých jedinců a s ontogenetickým vývojem ustupovaly. U aspektu ovlivnění laterality pohlavím uvádím, které pohlaví projevuje silnější preferenci rotace, případně jaká strana je preferenční pro dané pohlaví.

Některé práce zkoumali více různých typů rotačního chování, proto u některých prací je v jednom sloupci více značek. Tato tabulka by měla zahrnovat většinu prací k tomuto tématu a mohla by být užitečná při zjišťování, kolik je na konkrétní aspekt laterality rotačních pohybů vypracovaných studií.

Práce	Sledovaný druh	Druh rotace	Individuální laterality	Populační laterality	Ovlivnění pohlavím	Vliv na personalitu	Změny v ontogenezi	Změny pod vlivem sociální situace	Změny v závislosti na environmentálních podmínkách	Souvislost s jinými aspekty laterality
[112]	člověk	Celé tělo	+	L	F > M F - L M - P					+ -
[122]	Keporkak	Celé tělo		P			↗			+
[114]	člověk	Celé tělo		L	M > F		↘			-
[46]	Komba jižní, maki trpasličí	Celé tělo		L						-
[121]	člověk	Celé tělo		P			↗			
[105]	potkan	Celé tělo	+	-						
[118]	potkan	Celé tělo		P		+				
[128]	člověk	Celé tělo	+	P L						-
[130]	člověk	Celé tělo	+	P L						+
[155]	člověk	Celé tělo		P						+ -
[115]	člověk	Celé tělo		L	M > F		-			
[149]	Slon indický	chobot	+	-						
[110]	Komba garnettova	Celé tělo, ocas	+	-			-			+
[129]	člověk	Celé tělo	+	-						+
[142]	šimpanz	hlava		P	F > M					+
[108]	myš	Celé tělo	+	-		+				
[153]	Chápan střeadoamerický	ocas	+	-			↘			-
[152]	Vřeštan pláštíkový, chápan střeadoamerický, kotul veverovitý	ocas	+	-	-					-

[137]	člověk	Celé tělo		L						-
[150]	Slon indický	chobot	+	-	+					-
[113]	člověk	Celé tělo		P	F > M					
[139]	člověk	Celé tělo	+	L						+
[151]	Lemur vari	hlava	+	-			-			+
[106]	potkan	Celé tělo	+	-	-					+
[148]	pes	ocas	+	-				+		+
[107]	myš	Celé tělo	+	-	F > M					-
[109]	pes	Celé tělo	+	-					-	- +
[146]	pes	hlava	+	L		+			+	+
[123]	Delfín skákavý	Celé tělo		L				+	-	- +
[162]	člověk	Celé tělo	+	P	F > M				-	+
[127]	člověk	Celé tělo		L	-					+
[34]	křeček	Celé tělo	+	P	-		↘		-	
[39]	křeček	Celé tělo		P	-		↘			
[111]	Malpa hněda	Celé tělo	+	L	F > M		↗			- +
[138]	člověk	Celé tělo		L	-					+
[159]	člověk	Celé tělo	+	P -	M - L F - P		↗			
[145]	Malpa hnědá	hlava		L	+					-
[144]	člověk	hlava		P	+		↘			+
[126]	Delfín skákavý	Celé tělo		P					+	+
[124]	Sob polární	Celé tělo		L	-		-	+	+	
[119]	člověk	Celé tělo		L		+				
[136]	člověk	Celé tělo		L	-		-			

[143]	Šimpanz učenlivý	hlava		P	F > M		↘		+	+
[163]	člověk	hlava		P						+
[154]	člověk	Celé tělo								+
[147]	pes	hlava		L	-					+
[117]	kůň	Celé tělo	+			+				

## 5.6. Shrnutí

Lateralita v rotačním chování je významnou kapitolou motorické lateralality. Má specifickou neurohormonální regulaci lateralality. S dalšími aspekty motorické lateralality však úzce souvisí, minimálně v některých případech lateralita rotačních pohybů koreluje s dalšími aspekty motorické lateralality, například podle rotací hlavy u novorozenců pravděpodobně lze předvídat směr lateralizovaného chování v dospělosti. Časté rozpory mezi zjištěnou lateralitou rotačních pohybů jsou pravděpodobně způsobeny rozdílnými metodami při zjišťování preferenční strany otáčení nebo rozdílným typem rotace. Stejně jako samotná motorická lateralita je i lateralita rotačních pohybů ovlivněna expresí pohlavních hormonů i ontogenetickým vývojem. Vliv pohlaví na lateralitu rotačních pohybů je obecně spíše projevovaný rozdílnou mírou lateralality než rozdílným směrem, který je často zaznamenán u motorické lateralality. Ontogenetické změny v lateralitě rotačních pohybů jsou obecně dvojího typu. V prvním případě se lateralizované chování projevuje až u dospělého jedince, což odráží zrání motorického systému mozku. V druhém případě, který se zdá být specifický pro lateralitu rotačních pohybů, jsou naopak rotace nejčastější a nejvíce lateralizované v počátečních fázích vývoje živočichů a postupně klesají, toto chování je dobře známé u hlodavců. Ačkoli jsou silné sociální vlivy na lateralitu rotačních pohybů známé u jiných obratlovců [3], [22] výzkum v této oblasti u savců je zatím minimální.

## 6. Závěr

Ačkoliv se lateralita v rotačním chování netěší tak velkému zájmu jako ostatní aspekty motorické lateralality [162] je zaznamenána řada druhů savců projevujících lateralitu rotačních pohybů na individuální i populační úrovni. Většina vypracovaných studií našla jen mírnou převahu lateralality na úrovni populace [108], ale velice silná populační lateralita byla nalezena u vodních savců. Obzvláště u kosticovců, kteří při jejich potravním chování projevují hned několik typů rotací a pro všechny typy těchto rotací projevují silnou pravostrannou preferenci na úrovni populace, která je srovnatelná s distribucí pravorukých jedinců v populacích lidí [104].

Lateralita rotačních pohybů na individuální úrovni je pozorována u mnoha druhů savců a je ovlivněna mnoha různými faktory, i když obzvláště některé z těchto faktorů jsou prozkoumány jen málo a mezi zjištěními v různých studiích panuje značný rozpor. Obecně se dá říci, že lateralitu rotačních pohybů ovlivňuje ontogenetický vývoj, pohlaví jedince a chování, pro které se tato preference zjišťuje [113], [115]. Jen málo je známo o ovlivnění lateralit personalitou jedince a naopak. Naopak byla zjištěna řada případů korelace preferovaného směru rotačních pohybů s jinými aspekty lateralit, např. s vizuální lateralitou, preferencí končetiny [146], [154].

Mnoho studií zatím nezkoumalo ani vliv sociální situace na lateralitu rotačního chování, což je škoda, jelikož je známa řada sociálních interakcí, v kterých se uplatňují rotační pohyby hlavy nebo celého těla [164], [165]. V studiích zkoumajících toto chování však nebyla zjišťována lateralita tohoto chování. Toto téma by tedy mohlo být v budoucnu zajímavé a v mojí navazující diplomové práci se plánuji věnovat právě lateralitě v sociálním hravém chování.

## 7. Seznam literatury

- [1] L. J. Rogers, "Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain.," *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, vol. 364, no. 1519, pp. 943–54, Apr. 2009.
- [2] J. M. Warren, "Handedness and laterality in humans and other animals," *Physiol. Psychol.*, vol. 8, no. 3, pp. 351–359, Nov. 1980.
- [3] L. Rogers and R. Andrew, "Comparative vertebrate lateralization," 2002.
- [4] N. S. Lucky, R. Ihara, K. Yamaoka, and M. Hori, "Behavioral laterality and morphological asymmetry in the cuttlefish, *Sepia lycidas*," *Zoolog. Sci.*, vol. 29, no. 5, pp. 286–92, 2012.
- [5] B. A. Heuts and T. Brunt, "Behavioral left-right asymmetry extends to arthropods," *Behavioral and Brain Sciences*, vol. 28, no. 04. 2005.
- [6] K. A. Pfannkuche, A. Bouma, and T. G. G. Groothuis, "Does testosterone affect lateralization of brain and behaviour? A meta-analysis in humans and other animal species.," *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, vol. 364, no. 1519, pp. 929–42, Apr. 2009.
- [7] A. R. Palmer, "Chimpanzee right-handedness reconsidered: Evaluating the evidence with funnel plots.," *Am. J. Phys. Anthropol.*, vol. 118, no. 2, pp. 191–9, Jun. 2002.
- [8] B. Zimmerberg, S. D. Glick, and T. P. Jerussi, "Neurochemical correlate of a spatial preference in rats.," *Science*, vol. 185, no. 4151, pp. 623–5, Aug. 1974.
- [9] D. L. Cooper, "Broca's arrow: evolution, prediction, and language in the brain.," *Anat. Rec. B. New Anat.*, vol. 289, no. 1, pp. 9–24, Jan. 2006.
- [10] J. Steele and N. Uomini, "Humans, tools and handedness," *Stone knapping necessary Cond. a ...*, 2005.
- [11] N. Tinbergen, "On aims and methods of ethology," *Z. Tierpsychol.*, 1963.
- [12] M. C. Corballis, "The evolution and genetics of cerebral asymmetry.," *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, vol. 364, no. 1519, pp. 867–79, Apr. 2009.
- [13] T. L. Ivanco, S. M. Pellis, and I. Q. Wishaw, "Skilled forelimb movements in prey catching and in reaching by rats (*Rattus norvegicus*) and opossums (*Monodelphis domestica*): relations to anatomical differences in motor systems.," *Behav. Brain Res.*, vol. 79, no. 1–2, pp. 163–81, Sep. 1996.
- [14] N. V. Watson and D. Kimura, "Right-hand superiority for throwing but not for intercepting," *Neuropsychologia*, vol. 27, no. 11–12, pp. 1399–1414, Jan. 1989.
- [15] R. Sperry, "Some effects of disconnecting the cerebral hemispheres," *Biosci. Rep.*, 1982.

- [16] J. L. Ringo, R. W. Doty, S. Demeter, and P. Y. Simard, "Time Is of the Essence: A Conjecture that Hemispheric Specialization Arises from Interhemispheric Conduction Delay," *Cereb. Cortex*, vol. 4, no. 4, pp. 331–343, Jul. 1994.
- [17] E. Bullmore and O. Sporns, "The economy of brain network organization.," *Nat. Rev. Neurosci.*, vol. 13, no. 5, pp. 336–49, May 2012.
- [18] L. J. Rogers, "Asymmetry of brain and behavior in animals: Its development, function, and human relevance.," *Genesis*, vol. 52, no. 6, pp. 555–71, Jun. 2014.
- [19] L. J. Rogers, "Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages.," *Brain Lang.*, vol. 73, no. 2, pp. 236–253, 2000.
- [20] W. C. McGrew and L. F. Marchant, "Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees," *Primates*, vol. 40, no. 3, pp. 509–513, 1999.
- [21] M. Fabre-Thorpe, J. Fagot, E. Lorincz, F. Levesque, and J. Vauclair, "Laterality in Cats: Paw Preference And Performance in a Visuomotor Activity," *Cortex*, vol. 29, no. 1, pp. 15–24, Mar. 1993.
- [22] A. Bisazza, L. Facchin, and G. Vallortigara, "Heritability of lateralization in fish: Concordance of right-left asymmetry between parents and offspring," *Neuropsychologia*, vol. 38, no. 7, pp. 907–912, 2000.
- [23] M. Annett, *Handedness and Brain Asymmetry: The Right Shift Theory*. 2002.
- [24] W. F. McKeever, "A new family handedness sample with findings consistent with X-linked transmission," *Br. J. Psychol.*, vol. 91, no. 1, pp. 21–39, Feb. 2000.
- [25] D. M. Nielsen, K. E. Visker, M. J. Cunningham, R. W. Keller, S. D. Glick, and J. N. Carlson, "Paw Preference, Rotation, and Dopamine Function in Collins HI and LO Mouse Strains," *Physiol. Behav.*, vol. 61, no. 4, pp. 525–535, Apr. 1997.
- [26] W. D. Hopkins, M. J. Adams, and A. Weiss, "Genetic and environmental contributions to the expression of handedness in chimpanzees (Pan troglodytes).," *Genes. Brain. Behav.*, vol. 12, no. 4, pp. 446–52, Jun. 2013.
- [27] S. Milenković, G. Belojević, and R. Kocijancić, "Aetiological factors in left-handedness.," *Srp. Arh. Celok. Lek.*, vol. 133, no. 11–12, pp. 532–4, Jan. 2005.
- [28] K. Matsuo, K. Shimoya, N. Ushioda, and T. Kimura, "Maternal positioning and fetal positioning in utero.," *J. Obstet. Gynaecol. Res.*, vol. 33, no. 3, pp. 279–82, Jun. 2007.
- [29] M. Del Giudice, "Alone in the dark? Modeling the conditions for visual experience in human fetuses.," *Dev. Psychobiol.*, vol. 53, no. 2, pp. 214–9, Mar. 2011.
- [30] L. J. Rogers, "Development and function of lateralization in the avian brain.," *Brain Res. Bull.*, vol. 76, no. 3, pp. 235–44, Jun. 2008.
- [31] P. E. Cowell, N. S. Waters, and V. H. Denenberg, "The Effects of Early Environment on the Development of Functional Laterality in Morris Maze Performance," *Laterality Asymmetries Body, Brain Cogn.*, vol. 2, no. 3–4, pp. 221–232, Sep. 1997.
- [32] A. C. Tang and T. Verstynen, "Early life environment modulates 'handedness' in rats," *Behav. Brain Res.*, vol. 131, no. 1–2, pp. 1–7, Apr. 2002.
- [33] V. H. Denenberg, "Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience," *Behav. Brain Sci.*, vol. 4, no. 01, p. 1, Feb. 1981.
- [34] D. Uziel, M. C. Lopes-Conceição, R. R. Luiz, and R. Lent, "Lateralization of rotational behavior in developing and adult hamsters.," *Behav. Brain Res.*, vol. 75, no. 1–2, pp. 169–77, Feb. 1996.
- [35] M. A. Hook and L. J. Rogers, "Development of hand preferences in marmosets (Callithrix jacchus) and effects of aging.," *J. Comp. Psychol.*, vol. 114, no. 3, pp. 263–271, 2000.
- [36] D. L. Wells and S. Millsopp, "The ontogenesis of lateralized behavior in the domestic cat, Felis silvestris catus.," *J. Comp. Psychol.*, vol. 126, no. 1, pp. 23–30, Feb. 2012.
- [37] G. C. Westergaard and S. J. Suomi, "Hand preference for a bimanual task in tufted capuchins (Cebus apella) and rhesus macaques (Macaca mulatta).," *J. Comp. Psychol.*, vol. 110, no. 4, pp. 406–11, Dec. 1996.
- [38] E. Luders, P. M. Thompson, and A. W. Toga, "The development of the corpus callosum in the healthy human brain.," *J. Neurosci.*, vol. 30, no. 33, pp. 10985–90, Aug. 2010.

- [39] D. Uziel, M. C. Lopes-Conceição, D. Simpson, and R. Lent, "Ontogenesis of lateralized rotational behavior in hamsters: A time series study," *Behav. Brain Res.*, vol. 92, no. 1, pp. 47–53, 1998.
- [40] M. C. Corballis, "From mouth to hand: gesture, speech, and the evolution of right-handedness.," *Behav. Brain Sci.*, vol. 26, no. 2, pp. 199–208; discussion 208–60, Apr. 2003.
- [41] P. Macneilage, M. Studdertkensedy, and B. Lindblom, "PRIMATE HANDEDNESS RECONSIDERED," *Behav. Brain Sci.*, vol. 14, no. 2, pp. 338–338, Jun. 1991.
- [42] P. F. MacNeilage, M. G. Studdert-Kennedy, and B. Lindblom, "Primate handedness reconsidered," *Behav. Brain Sci.*, vol. 10, no. 02, p. 247, Feb. 1987.
- [43] P. MacNeilage, "Vertebrate whole-body-action asymmetries and the evolution of right handedness: A comparison between humans and marine mammals," *Dev. Psychobiol.*, vol. 55, no. 6, pp. 577–587, 2013.
- [44] W. D. Hopkins, M. J. Wesley, M. K. Izard, M. Hook, and S. J. Schapiro, "Chimpanzees (*Pan troglodytes*) are predominantly right-handed: replication in three populations of apes.," *Behav. Neurosci.*, vol. 118, no. 3, pp. 659–63, Jun. 2004.
- [45] W. D. Hopkins, J. L. Russell, C. Cantalupo, H. Freeman, and S. J. Schapiro, "Factors influencing the prevalence and handedness for throwing in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*).," *J. Comp. Psychol.*, vol. 119, no. 4, pp. 363–70, Nov. 2005.
- [46] D. L. Dodson, D. Stafford, C. Forsythe, C. P. Seltzer, and J. P. Ward, "Laterality in quadrupedal and bipedal prosimians: Reach and whole-body turn in the mouse lemur (*Microcebus murinus*) and the galago (*Galago moholi*)," *Am. J. Primatol.*, vol. 26, no. 3, pp. 191–202, 1992.
- [47] G. C. Westergaard, "Hand preference in the use and manufacture of tools by tufted capuchin (*Cebus apella*) and lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) monkeys.," *J. Comp. Psychol.*, vol. 105, no. 2, pp. 172–6, Jun. 1991.
- [48] E. Papademetriou, C.-F. Sheu, and G. F. Michel, "A meta-analysis of primate hand preferences, particularly for reaching.," *J. Comp. Psychol.*, vol. 119, no. 1, pp. 33–48, Feb. 2005.
- [49] G. Vallortigara, "Cerebral Lateralization: a Common Theme in the Organization of the Vertebrate Brain," *Cortex*, vol. 42, no. 1, pp. 5–7, Jan. 2006.
- [50] P. F. MacNeilage, L. J. Rogers, and G. Vallortigara, "Origins of the Left & Right Brain," *Sci. Am.*, vol. 301, no. 1, pp. 60–67, 2009.
- [51] M. Siniscalchi, A. Quaranta, and L. J. Rogers, "Hemispheric specialization in dogs for processing different acoustic stimuli," *PLoS One*, vol. 3, no. 10, pp. 1–7, 2008.
- [52] G. Lippolis, W. Westman, B. M. McAllan, and L. J. Rogers, "Lateralisation of escape responses in the stripe-faced dunnart, *Sminthopsis macroura* (Dasyuridae: Marsupialia).," *Laterality*, vol. 10, no. 5, pp. 457–470, 2005.
- [53] G. Lippolis, A. Bisazza, L. J. Rogers, and G. Vallortigara, "Lateralisation of predator avoidance responses in three species of toads.," *Laterality*, vol. 7, no. 2, pp. 163–83, Jan. 2002.
- [54] M. D. Fox, M. Corbetta, A. Z. Snyder, J. L. Vincent, and M. E. Raichle, "Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems.," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol. 103, no. 26, pp. 10046–51, Jun. 2006.
- [55] U. Knierim, S. Van Dongen, B. Forkman, F. A. M. Tuytens, M. Spinka, J. L. Campo, and G. E. Weissengruber, "Fluctuating asymmetry as an animal welfare indicator -- a review of methodology and validity.," *Physiol. Behav.*, vol. 92, no. 3, pp. 398–421, Oct. 2007.
- [56] D. L. Wells and S. Millsopp, "Lateralized behaviour in the domestic cat, *Felis silvestris catus*," *Anim. Behav.*, vol. 78, no. 2, pp. 537–541, Aug. 2009.
- [57] G. C. Westergaard, T. J. Chavanne, I. D. Lussier, L. Houser, A. Cleveland, S. J. Suomi, and J. D. Higley, "Left-handedness is correlated with CSF monoamine metabolite and plasma cortisol concentrations, and with impaired sociality, in free-ranging adult male rhesus macaques (*Macaca mulatta*).," *Laterality*, vol. 8, no. 2, pp. 169–87, Apr. 2003.
- [58] A. S. Chapelain and E. Hogervorst, "Hand preferences for bimanual coordination in 29 bonobos (*Pan paniscus*).," *Behav. Brain Res.*, vol. 196, no. 1, pp. 15–29, Jan. 2009.



- [59] M. a Hook and L. J. Rogers, "Leading-limb preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*): walking, leaping and landing.," *Laterality*, vol. 7, no. 2, pp. 145–162, 2002.
- [60] D. J. Gordon and L. J. Rogers, "Cognitive bias, hand preference and welfare of common marmosets," *Behav. Brain Res.*, vol. 287, pp. 100–108, 2015.
- [61] S. N. Braccini and N. G. Caine, "Hand preference predicts reactions to novel foods and predators in marmosets (*Callithrix geoffroyi*).," *J. Comp. Psychol.*, vol. 123, pp. 18–25, 2009.
- [62] M. Komárková and J. Bartošová, "Lateralized suckling in domestic horses (*Equus caballus*)," *Anim. Cogn.*, vol. 16, no. 3, pp. 343–349, 2013.
- [63] N. Levermann, A. Galatius, G. Ehlme, S. Rysgaard, and E. W. Born, "Feeding behaviour of free-ranging walrus with notes on apparent dexterity of flipper use.," *BMC Ecol.*, vol. 3, p. 9, Oct. 2003.
- [64] U. Tan, M. Yaprak, and N. Kutlu, "Paw preference in cats: distribution and sex differences.," *Int. J. Neurosci.*, vol. 50, no. 3–4, pp. 195–208, Feb. 1990.
- [65] A. V. . Pike and D. . Maitland, "Paw preferences in cats (*Felis silvestris catus*) living in a household environment," *Behav. Processes*, vol. 39, no. 3, pp. 241–247, Feb. 1997.
- [66] D. L. Wells, "Lateralised behaviour in the domestic dog, *Canis familiaris*," *Behav. Processes*, vol. 61, no. 1–2, pp. 27–35, Feb. 2003.
- [67] A. Quaranta, M. Siniscalchi, A. Frate, and G. Vallortigara, "Paw preference in dogs: relations between lateralised behaviour and immunity.," *Behav. Brain Res.*, vol. 153, no. 2, pp. 521–5, Aug. 2004.
- [68] N. J. Branson and L. J. Rogers, "Relationship between paw preference strength and noise phobia in *Canis familiaris*," *J. Comp. Psychol.*, vol. 120, no. 3, pp. 176–83, Aug. 2006.
- [69] J. Murphy and S. Arkins, "Facial hair whorls (trichoglyphs) and the incidence of motor laterality in the horse.," *Behav. Processes*, vol. 79, no. 1, pp. 7–12, Sep. 2008.
- [70] J. Murphy, A. Sutherland, and S. Arkins, "Idiosyncratic motor laterality in the horse," *Appl. Anim. Behav. Sci.*, vol. 91, no. 3–4, pp. 297–310, Jun. 2005.
- [71] D. D. Elalmis, K. T. Ozgüven, S. Binokay, M. Tan, T. Ozgüven, and U. Tan, "Differential contributions of right and left brains to paw skill in right- and left-pawed female rats.," *Int. J. Neurosci.*, vol. 113, no. 8, pp. 1023–42, Aug. 2003.
- [72] R. Cameron and L. J. Rogers, "Hand preference of the common marmoset (*Callithrix jacchus*): Problem solving and responses in a novel setting.," *J. Comp. ...*, vol. 113, no. 2, pp. 149–157, 1999.
- [73] G. Kaplan and L. J. Rogers, "Head-cocking as a form of exploration in the common marmoset and its development.," *Dev. Psychobiol.*, vol. 48, no. 7, pp. 551–60, Nov. 2006.
- [74] W. D. Hopkins and A. J. Bennett, "Handedness and approach-avoidance behavior in chimpanzees (*Pan*).," *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.*, vol. 20, no. 4, pp. 413–418, 1994.
- [75] L. Wright, S. M. Hardie, and P. Rodway, "Pause before you respond: handedness influences response style on the Tower of Hanoi task.," *Laterality*, vol. 9, no. 2, pp. 133–47, Apr. 2004.
- [76] G. Vallortigara and L. J. Rogers, "Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization." p. Behavioral and Brain Science, 2005.
- [77] W. Wittling and M. Pflüger, "Neuroendocrine hemisphere asymmetries: Salivary cortisol secretion during lateralized viewing of emotion-related and neutral films," *Brain Cogn.*, vol. 14, no. 2, pp. 243–265, Nov. 1990.
- [78] A. Meguerditchian and J. Vauclair, "Baboons communicate with their right hand.," *Behav. Brain Res.*, vol. 171, no. 1, pp. 170–4, Jul. 2006.
- [79] A. Meguerditchian, S. Molesti, and J. Vauclair, "Right-handedness predominance in 162 baboons (*Papio anubis*) for gestural communication: consistency across time and groups.," *Behav. Neurosci.*, vol. 125, no. 4, pp. 653–60, Aug. 2011.
- [80] W. D. Hopkins, "Hand preferences for bimanual feeding in 140 captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): rearing and ontogenetic determinants.," *Dev. Psychobiol.*, vol. 27, no. 6, pp. 395–407, Sep. 1994.
- [81] W. D. Hopkins, "Hand preferences for a coordinated bimanual task in 110 chimpanzees (*Pan troglodytes*): cross-sectional analysis.," *J. Comp. Psychol.*, vol. 109, no. 3, pp. 291–7, Sep. 1995.

- [82] A. Górecka, M. Golonka, M. Chruszczewski, and T. Jezierski, "A note on behaviour and heart rate in horses differing in facial hair whorl," *Appl. Anim. Behav. Sci.*, vol. 105, no. 1–3, pp. 244–248, Jun. 2007.
- [83] P. D. McGreevy and L. J. Rogers, "Motor and sensory laterality in thoroughbred horses," *Appl. Anim. Behav. Sci.*, vol. 92, no. 4, pp. 337–352, Aug. 2005.
- [84] D. Gordon and L. Rogers, "Differences in social and vocal behavior between left- and right-handed common marmosets (*Callithrix jacchus*)," *J. Comp. Psychol.*, vol. 124, no. 4, pp. 402–411, 2010.
- [85] N. Cross and L. J. Rogers, "Mobbing vocalizations as a coping response in the common marmoset," *Horm. Behav.*, vol. 49, no. 2, pp. 237–45, Feb. 2006.
- [86] H. Kummer, "Social organization of hamadryas baboons; a field study," 1968.
- [87] A. Meguerditchian and J. Vauclair, "Contrast of hand preferences between communicative gestures and non-communicative actions in baboons: implications for the origins of hemispheric specialization for language," *Brain Lang.*, vol. 108, no. 3, pp. 167–74, Mar. 2009.
- [88] H. Meunier, J. Fagard, A. Maugard, M. Briseño, J. Fizet, C. Canteloup, C. Defolie, and J. Vauclair, "Patterns of hemispheric specialization for a communicative gesture in different primate species," *Dev. Psychobiol.*, vol. 55, no. 6, pp. 662–671, 2013.
- [89] H. Meunier, J. Vauclair, and J. Fagard, "Human infants and baboons show the same pattern of handedness for a communicative gesture," *PLoS One*, vol. 7, no. 3, p. e33959, Jan. 2012.
- [90] K. Karenina, A. Giljov, T. Ivkovich, A. Burdin, and Y. Malashichev, "Lateralization of spatial relationships between wild mother and infant orcas, *Orcinus orca*," *Anim. Behav.*, vol. 86, no. 6, pp. 1225–1231, 2013.
- [91] K. Karenina, A. Giljov, V. Baranov, L. Osipova, V. Krasnova, and Y. Malashichev, "Visual laterality of calf-mother interactions in wild whales," *PLoS One*, vol. 5, no. 11, 2010.
- [92] K. Karenina, A. Giljov, D. Glazov, and Y. Malashichev, "Social laterality in wild beluga whale infants: comparisons between locations, escort conditions, and ages," *Behav. Ecol. Sociobiol.*, vol. 67, no. 7, pp. 1195–1204, Apr. 2013.
- [93] M. Sakai, T. Hishii, S. Takeda, and S. Kohshima, "Laterality of flipper rubbing behaviour in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*): caused by asymmetry of eye use?," *Behav. Brain Res.*, vol. 170, no. 2, pp. 204–10, Jul. 2006.
- [94] L. M. Tomkins, P. C. Thomson, and P. D. McGreevy, "First-stepping Test as a measure of motor laterality in dogs (*Canis familiaris*)," *J. Vet. Behav. Clin. Appl. Res.*, vol. 5, no. 5, pp. 247–255, 2010.
- [95] L. Batt, M. Batt, and P. McGreevy, "Two tests for motor laterality in dogs," *J. Vet. Behav. Clin. Appl. Res.*, vol. 2, no. 2, pp. 47–51, Mar. 2007.
- [96] E. V Lonsdorf and W. D. Hopkins, "Wild chimpanzees show population-level handedness for tool use," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol. 102, no. 35, pp. 12634–8, Aug. 2005.
- [97] D. Zhao, X. Gao, and B. Li, "Hand preference for spontaneously unimanual and bimanual coordinated tasks in wild Sichuan snub-nosed monkeys: Implication for hemispheric specialization," *Behav. Brain Res.*, vol. 208, no. 1, pp. 85–89, Mar. 2010.
- [98] W. D. Hopkins, C. Cantalupo, and J. Tagliatalata, "Handedness is associated with asymmetries in gyrification of the cerebral cortex of chimpanzees," *Cereb. Cortex*, vol. 17, no. 8, pp. 1750–6, Aug. 2007.
- [99] C. Cantalupo, H. Freeman, W. Rodes, and W. Hopkins, "Handedness for tool use correlates with cerebellar asymmetries in chimpanzees (*Pan troglodytes*)," *Behav. Neurosci.*, vol. 122, no. 1, pp. 191–8, Feb. 2008.
- [100] J. Vauclair, A. Meguerditchian, and W. D. Hopkins, "Hand preferences for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*)," *Brain Res. Cogn. Brain Res.*, vol. 25, no. 1, pp. 210–6, Sep. 2005.
- [101] M. Güven, D. D. Elalmış, S. Binokay, and U. Tan, "Population-level right-paw preference in rats assessed by a new computerized food-reaching test," *Int. J. Neurosci.*, vol. 113, no. 12, pp. 1675–89, Dec. 2003.
- [102] P. Zucca, A. Palladini, L. Baciadonna, and D. Scaravelli, "Handedness in the echolocating Schreiber's Long-Fingered Bat (*Miniopterus schreibersii*)," *Behav. Processes*, vol. 84, no. 3, pp. 693–5, Jul. 2010.

- [103] D. E. Williams and B. J. Norris, "Laterality in stride pattern preferences in racehorses," *Anim. Behav.*, vol. 74, no. 4, pp. 941–950, Oct. 2007.
- [104] P. F. MacNeilage, "Evolution of the strongest vertebrate rightward action asymmetries: Marine mammal sidedness and human handedness.," *Psychol. Bull.*, vol. 140, no. 2, pp. 587–609, 2014.
- [105] S. D. Glick and R. D. Cox, "Nocturnal rotation in normal rats: Correlation with amphetamine-induced rotation and effects of nigro-striatal lesions," *Brain Res.*, vol. 150, no. 1, pp. 149–161, Jul. 1978.
- [106] M. Noonan and S. Axelrod, "The stability and interest consonance of lateral postural–motor biases in rats: results and implications.," *Behav. Neural Biol.*, vol. 52, no. 3, pp. 386–405, Nov. 1989.
- [107] S. L. Schmidt, C. C. Filgueiras, and T. E. Krahe, "Effects of sex and laterality on the rotatory swimming behavior of normal mice," *Physiol. Behav.*, vol. 65, no. 4–5, pp. 607–616, 1999.
- [108] T. E. Krahe, C. C. Filgueiras, and S. L. Schmidt, "Effects of rotational side preferences on immobile behavior of normal mice in the forced swimming test," *Prog. Neuro-Psychopharmacology Biol. Psychiatry*, vol. 26, no. 1, pp. 169–176, 2002.
- [109] L. A. Schneider, P. H. Delfabbro, and N. R. Burns, "The influence of cerebral lateralisation on the behaviour of the racing greyhound," *Appl. Anim. Behav. Sci.*, vol. 141, no. 1–2, pp. 57–64, Oct. 2012.
- [110] D. B. Hanbury, K. D. Edens, D. a. Bunch, C. E. Legg, and S. L. Watson, "Multiple measures of laterality in garnett's bushbaby (*Otolemur garnettii*)," *Am. J. Primatol.*, vol. 72, no. 3, pp. 206–216, 2010.
- [111] G. C. Westergaard and S. J. Suomi, "Lateral bias for rotational behavior in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*).," *J. Comp. Psychol.*, vol. 110, no. 2, pp. 199–202, Jun. 1996.
- [112] H. S. Bracha, D. J. Seitz, J. Otemaa, and S. D. Glick, "Rotational movement (circling) in normal humans: sex difference and relationship to hand, foot and eye preference," *Brain Res.*, vol. 411, no. 2, pp. 231–235, May 1987.
- [113] L. A. Mead and E. Hampson, "A sex difference in turning bias in humans," *Behav. Brain Res.*, vol. 78, no. 2, pp. 73–79, Aug. 1996.
- [114] H. D. Day and K. C. Day, "Directional preferences in the rotational play behaviors of young children.," *Dev. Psychobiol.*, vol. 30, no. 3, pp. 213–223, 1997.
- [115] E. Güneş and E. Nalçacı, "Directional preferences in turning behavior of girls and boys.," *Percept. Mot. Skills*, vol. 102, no. 2, pp. 352–7, Apr. 2006.
- [116] J. N. Carlson and S. D. Glick, "Brain laterality as a determinant of susceptibility to depression in an animal model," *Brain Res.*, vol. 550, no. 2, pp. 324–328, Jun. 1991.
- [117] N. P. Austin and L. J. Rogers, "Asymmetry of flight and escape turning responses in horses.," *Laterality*, vol. 12, no. 5, pp. 464–474, 2007.
- [118] S. D. Glick and D. A. Ross, "Right-sided population bias and lateralization of activity in normal rats," *Brain Res.*, vol. 205, no. 1, pp. 222–225, Jan. 1981.
- [119] H. W. Gordon, E. C. Busdiecker, and H. S. Bracha, "The relationship between leftward turning bias and visuospatial ability in humans.," *Int. J. Neurosci.*, vol. 65, no. 1–4, pp. 29–36, Jan. 1992.
- [120] M. C. Corballis, "Laterality and human evolution.," *Psychol. Rev.*, vol. 96, no. 3, pp. 492–505, 1989.
- [121] R. A. Dye, T. M. Crawford, and M. K. Mcbeath, "Absence of lateral navigational bias in young children.," *Percept. Mot. Skills*, vol. 119, no. 1, pp. 292–300, Aug. 2014.
- [122] C. Canning, D. Crain, T. S. Eaton, K. Nuessly, A. Friedlaender, T. Hurst, S. Parks, C. Ware, D. Wiley, and M. Weinrich, "Population-level lateralized feeding behaviour in North Atlantic humpback whales, *Megaptera novaeangliae*," *Anim. Behav.*, vol. 82, no. 4, pp. 901–909, Oct. 2011.
- [123] N. Sobel, A. Y. Supin, and M. S. Myslobodsky, "Rotational swimming tendencies in the dolphin (*Tursiops truncatus*)," *Behav. Brain Res.*, vol. 65, no. 1, pp. 41–45, Nov. 1994.
- [124] Y. Espmark and K. Kinderås, "Behavioural lateralisation in reindeer," *Rangifer*, vol. 22, no. 1, p. 51, Jun. 2002.
- [125] V. Denenberg, J. Garbanati, D. Sherman, D. Yutzey, and R. Kaplan, "Infantile stimulation induces brain lateralization in rats," *Science (80- )*, vol. 201, no. 4361, pp. 1150–1152, Sep. 1978.

- [126] G. M. Stafne and P. R. Manger, "Predominance of clockwise swimming during rest in Southern Hemisphere dolphins," *Physiol. Behav.*, vol. 82, no. 5, pp. 919–26, Oct. 2004.
- [127] Y. Toussaint and J. Fagard, "A counterclockwise bias in running.," *Neurosci. Lett.*, vol. 442, no. 1, pp. 59–62, Sep. 2008.
- [128] E. Golomer, A. Bouillette, C. Mertz, and J. Keller, "Effects of mental imagery styles on shoulder and hip rotations during preparation of pirouettes.," *J. Mot. Behav.*, vol. 40, no. 4, pp. 281–90, 2008.
- [129] T. Heinen, D. Jeraj, P. Vinken, and K. Velentzas, "Rotational preference in gymnastics," *J. Hum. Kinet.*, vol. 33, pp. 33–43, 2012.
- [130] E. Golomer, F. Rosey, H. Dizac, C. Mertz, and J. Fagard, "The influence of classical dance training on preferred supporting leg and whole body turning bias.," *Laterality*, vol. 14, no. 2, pp. 165–77, Mar. 2009.
- [131] B. R. Tershy and D. N. Wiley, "Asymmetrical pigmentation in the fin whale: a test of two feeding related hypotheses," *Mar. Mammal Sci.*, vol. 8, no. 3, pp. 315–318, 1992.
- [132] B. Woodward and J. Winn, "Apparent lateralized behavior in gray whales feeding off the central British Columbia coast," *Mar. Mammal Sci.*, vol. 22, no. 1, pp. 64–73, 2006.
- [133] P. J. Clapham, E. Leimkuhler, B. K. Gray, and D. K. Mattila, "Do humpback whales exhibit lateralized behaviour?," *Anim. Behav.*, vol. 50, no. 1, pp. 73–82, 1995.
- [134] G. Silber and D. Fertl, "Intentional beaching by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Colorado River Delta, Mexico," *Aquat. Mamm.*, pp. 183–186, 1995.
- [135] C. Blois-Heulin, M. Crével, M. Böye, and A. Lemasson, "Visual laterality in dolphins: importance of the familiarity of stimuli," *BMC Neurosci.*, vol. 13, no. 1, p. 9, 2012.
- [136] S. M. Gospe, B. J. Mora, and S. D. Glick, "Measurement of spontaneous rotational movement (circling) in normal children.," *J. Child Neurol.*, vol. 5, no. 1, pp. 31–4, Jan. 1990.
- [137] M. Lenoir, S. Van Overschelde, M. De Rycke, and E. Musch, "Intrinsic and extrinsic factors of turning preferences in humans.," *Neurosci. Lett.*, vol. 393, no. 2–3, pp. 179–83, Jan. 2006.
- [138] M. Y. Yazgan, J. F. Leckman, and B. E. Wexler, "A Direct Observational Measure of Whole Body Turning Bias," *Cortex*, vol. 32, no. 1, pp. 173–176, Mar. 1996.
- [139] C. Mohr, P. Brugger, H. S. Bracha, T. Landis, and I. Viaud-Delmon, "Human side preferences in three different whole-body movement tasks.," *Behav. Brain Res.*, vol. 151, no. 1–2, pp. 321–6, May 2004.
- [140] W. Starosta, "Genetic or social determination of the direction of turns during physical exercises.," *Kineziologija*, vol. 18, no. 1, pp. 33–40, 1986.
- [141] M. Petrů, M. Špinková, S. Lhota, and P. Šípek, "Head rotations in the play of Hanuman langurs (*semnopithecus entellus*): Description and analysis of function.," *J. Comp. ...*, 2008.
- [142] W. D. Hopkins and K. A. Bard, "Asymmetries in spontaneous head orientation in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*).," *Behav. Neurosci.*, vol. 109, no. 4, pp. 808–12, Aug. 1995.
- [143] W. D. Hopkins and K. a Bard, "Asymmetries in Spontaneous Head Orientation in Infant Chimpanzees," *Behav Neurosci*, vol. 109, no. 4, pp. 808–812, 2007.
- [144] C. L. Barnes, K. S. Cornwell, H. E. Fitzgerald, and L. J. Harris, "Spontaneous Head Positions in Infants During the First 9 Postnatal Months.," 1985.
- [145] G. C. Westergaard, G. Byrne, and S. J. Suomi, "Early lateral bias in tufted capuchins (*Cebus apella*).," *Dev. Psychobiol.*, vol. 32, no. 1, pp. 45–50, Jan. 1998.
- [146] M. Siniscalchi, R. Sasso, A. M. Pepe, G. Vallortigara, and A. Quaranta, "Dogs turn left to emotional stimuli.," *Behav. Brain Res.*, vol. 208, no. 2, pp. 516–21, Apr. 2010.
- [147] A. Reinholz-Trojan, E. Włodarczyk, M. Trojan, A. Kulczyński, and J. Stefańska, "Hemispheric specialization in domestic dogs (*Canis familiaris*) for processing different types of acoustic stimuli.," *Behav. Processes*, vol. 91, no. 2, pp. 202–5, Oct. 2012.
- [148] A. Quaranta, M. Siniscalchi, and G. Vallortigara, "Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli.," *Curr. Biol.*, vol. 17, no. 6, pp. R199–201, Mar. 2007.

- [149] J. E. Haakonsson and S. Semple, "Lateralisation of trunk movements in captive Asian elephants (*Elephas maximus*).," *Laterality*, vol. 14, no. 4, pp. 413–22, 2009.
- [150] F. Martin and C. Niemitz, "'Right-Trunkers' and 'Left-Trunkers': Side Preferences of Trunk Movements in Wild Asian Elephants (*Elephas maximus*).," *J. Comp. Psychol.*, vol. 117, no. 4, pp. 371–379, 2003.
- [151] E. L. Nelson, J. M. O'Karma, F. S. Ruperti, and M. A. Novak, "Laterality in semi-free-ranging black and white ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*): head-tilt correlates with hand use during feeding.," *Am. J. Primatol.*, vol. 71, no. 12, pp. 1032–40, Dec. 2009.
- [152] M. Laska and M. Tutsch, "Laterality of tail resting posture in three species of New World primates," *Neuropsychologia*, vol. 38, no. 7, pp. 1040–1046, 2000.
- [153] M. Laska, "Laterality in The Use of The Prehensile Tail in The Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*)," *Cortex*, vol. 34, no. 1, pp. 123–130, 1998.
- [154] C. Mohr, T. Landis, H. S. Bracha, and P. Brugger, "Opposite turning behavior in right-handers and non-right-handers suggests a link between handedness and cerebral dopamine asymmetries.," *Behav. Neurosci.*, vol. 117, no. 6, pp. 1448–52, Dec. 2003.
- [155] E. M. E. Golomer, R. M. Gravenhorst, and Y. Toussaint, "Influence of vision and motor imagery styles on equilibrium control during whole-body rotations," *Somatosens. Mot. Res.*, vol. 26, no. 4, pp. 105–110, Apr. 2009.
- [156] S. Glick and R. Shapiro, "Functional and neurochemical mechanisms of cerebral lateralization in rats," *Cereb. lateralization ...*, 1985.
- [157] R. M. Sullivan, A. Fraser, and H. Szechtman, "Asymmetrical orientation to edges of an openfield: modulation by striatal dopamine and relationship to motor asymmetries in the rat," *Brain Res.*, vol. 637, no. 1–2, pp. 114–118, Feb. 1994.
- [158] U. Ungerstedt and G. W. Arbuthnott, "Quantitative recording of rotational behavior in rats after 6-hydroxy-dopamine lesions of the nigrostriatal dopamine system," *Brain Res.*, vol. 24, no. 3, pp. 485–493, Dec. 1970.
- [159] P. Yuan, A. M. Daugherty, and N. Raz, "Turning bias in virtual spatial navigation: age-related differences and neuroanatomical correlates.," *Biol. Psychol.*, vol. 96, pp. 8–19, Feb. 2014.
- [160] C. C. Filgueiras and A. C. Manhães, "Effects of callosal agenesis on rotational side preference of BALB/cCF mice in the free swimming test.," *Behav. Brain Res.*, vol. 155, no. 1, pp. 13–25, Nov. 2004.
- [161] C. C. Filgueiras, A. Ribeiro-Carvalho, F. Nunes, Y. Abreu-Villaça, and A. C. Manhães, "Early ethanol exposure in mice increases laterality of rotational side preference in the free-swimming test," *Pharmacol. Biochem. Behav.*, vol. 93, no. 2, pp. 148–154, 2009.
- [162] J. Stochl and T. Croudace, "Predictors of human rotation," *Laterality Asymmetries Body, Brain Cogn.*, vol. 18, no. 3, pp. 265–281, Apr. 2013.
- [163] G. F. Michel, "Right-handedness: a consequence of infant supine head-orientation preference?," *Science*, vol. 212, no. 4495, pp. 685–7, May 1981.
- [164] M. Petrů, M. Špinková, S. Lhota, and P. Šípek, "Head rotations in the play of Hanuman langurs (*semnopithecus entellus*): Description and analysis of function.," *J. Comp. Psychol.*, vol. 122, no. 1, pp. 9–18, 2008.
- [165] J. Rushen and E. Pajor, "Offence and defence in fights between young pigs (*Sus scrofa*)," *Aggress. Behav.*, vol. 13, no. 6, pp. 329–346, 1987.

Sekundární citace:

- [166] McManus, C. 1999 Handedness, cerebral lateralization, and the evolution of handedness. In *The descent of mind* (eds M. C. Corballis & S. E. G. Lea), pp. 194–217. podle M. C. Corballis, "The evolution and genetics of cerebral asymmetry.," *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, vol. 364, no. 1519, pp. 867–79, Apr. 2009.