

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Markéta Lukavská

Vliv hladiny stresu na operantní učení
Effect of stress level on operant conditioning

Diplomová práce

Školitel: PhDr. *et* RNDr. Tereza Nekovářová, Ph.D.

Konzultanti: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

RNDr. František Šusta, Ph.D.

Ing. Jakub Beran

Praha, 2022

Prohlášení

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

V Praze dne 4. 1. 2022

.....

Bc. Markéta Lukavská

Poděkování

Děkuji především své školitelce PhDr. *et* RNDr. Tereze Nekovářové, Ph.D. za podnětné připomínky a čas, který mi věnovala. Jsem jí vděčná zejména za její laskavost, která mě motivovala během psaní diplomové práce. Poděkování také patří profesoru RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D. a Mgr. Veronice Rudolfové za velikou pomoc se statistickým vyhodnocením dat. Veliké díky patří také RNDr. Františku Šustovi, Ph.D. a Mgr. Lucii Hereinové, kterým vděčím za to, co vše o tréninku pozitivním posilováním vím. Frantovi bych ráda poděkovala i za prvotní myšlenku, díky které téma mé diplomové práce vzniklo a za jeho pomoc při sbírání dat. V neposlední řadě také děkuji všem pejskům a jejich majitelům, kteří se studie účastnili. Děkuji za péči a podporu Katce, která při mně stála v náročném životním období, jímž jsem v době psaní diplomové práce procházela, a Alexovi za jeho pomoc a neutuchající optimismus.

ABSTRAKT

Stres je normální adaptivní proces a přirozená odpověď organismu na události, které jsou nějakým způsobem pro jedince náročné. Současně je také významným faktorem, který ovlivňuje kognitivní schopnosti zvířat, mezi které patří i učení. Pro získání adekvátní reakce na okolí je adaptivní vnímat co nejvíce možných informací a naučit se je dávat do kontextu a následně podle nich reagovat (cognitive strategy). Tato strategie může pomáhat v proměnlivém prostředí, protože tím jedinec rozšiřuje škálu behaviorálních odpovědí a zvyšuje svoji pravděpodobnost přežití. Proto je výhodné dokázat se učit operantní cestou. Pokud se však dostane živočich do situace, kdy musí rychle jednat (vysoké vzrušení), tak nemá čas na zpracovávání informací, ale je pro něj nejdůležitější včas zareagovat (zvykové učení – habit strategy). Zvykové učení je funkční i ve vyšším stresu, kdy na operantní není „čas“. Operantní učení vyžaduje vlastní jednání, a tedy i motivaci provést dané chování, které se dále posiluje (pozitivně či negativně). Z hlediska motivace zde dochází k určitému trade-off mezi šetřením energií – bezpečím a možností dosáhnout vytyčeného cíle. V moderním tréninku učíme zvířata default variantu chování, tedy zvykovou strategii, která jim pomáhá snižovat subjektivně prožívaný stres a vrací stres zpět do hladiny, ve které jsou schopni operantního učení. Zvířata už ale *a priori* mají i své různé behaviorální a fyziologické strategie, které jim pomáhají se stresem vyrovnat (*coping*). Cílem práce je porovnání dvou metod operantního tréninku, z nichž jedna umožňuje využít předem naučenou strategii (default variantu chování) a druhá použití této strategie ve stresové situaci neumožňuje. Pes, výzkumné zvíře v naší studii, se od ostatních zvířat liší svojí schopností komunikace s lidmi a vztahem, který s příslušníky našeho druhu navazuje. Míra prožívaného stresu by se u něj podobně, jako u jiných organismů měla projevit na behaviorálních a fyziologických parametrech. Naše výsledky ukazují na to, že default varianta učení má u psa domácího pozitivní vliv na snížení behaviorálních stresových projevů během tréninku operantní cestou. Nenašli jsme vliv default varianty na variabilitu tepové frekvence. Individualita psa bylo to, co nejvíce ovlivňovalo, jak se při tréninku projevoval.

Klíčová slova: *coping*; kognitivní strategie; operantní učení; pes domácí; stres; trénink zvířat; zvyková strategie.

ABSTRACT

Stress is a normal adaptive process and a natural response of the body to those events which are somehow difficult for the individual. It also plays an important part in forming cognitive abilities of animals such as learning. For learning an adequate reaction to the individual's environment it is adaptive to take in as much information as possible, learn to put it into context and react based on it (cognitive strategy). This strategy can help in an ever changing environment as it causes the individual to broaden the range of their behavioural responses and increases the chance of survival. This makes the operant learning a highly desirable method. That is unless the animal finds itself in a situation which calls for a quick response (high level of excitement/agitation) in which case there is no time for processing of information as it is crucial to react instantly (habitual learning – habit strategy). Habitual learning is effective even at a high level of stress when there is “no time” for the operant learning. Operant learning requires the individual's involvement and therefore also the motivation to execute specific behaviour which is then strengthened (in a positive or negative way). In terms of motivation it is a choice between saving energy or safety and the possibility of achieving a specific goal. In a modern day training we teach animals a default variant of behaviour – the habitual learning which helps decrease the individual stress and brings its level back to a level which enables for the operant learning to be carried out. Animals tend to have their own behavioural and physiological strategies which help them coping with stress (coping). The aim of this thesis is the comparison of two methods of the operant learning, one of which enables the use of previously learned strategies (default variant of behaviour) and the other which does not enable the use of these strategies in a stressful situation. A dog (the test subject in this study) is different from other animals in its way of communication and forming bonds with humans. The level of experienced stress should (as it is with other animals) manifest in the behavioural and physiological indicators. Our study results show that the default mode of learning has a positive effect on lowering the behavioural stress related symptoms during the operant learning. We have not established the effect of the default variant on the variability of the subject's heart rate. Also the individual personality of the test subject played a key part in its behaviour.

Key words: animal training; cognitive strategy; coping; dog; habitual strategy; operant conditioning; stress.

Obsah

ÚVOD.....	8
1 LITERÁRNÍ PŘEHLED	9
1.1 Učení	9
1.1.1 Asociativní učení	9
1.1.1.1 <i>Teorie asociativního učení v praktickém využití</i>	<i>12</i>
1.2 Biologie stresu a emočního vzrušení.....	13
1.2.1 Fyziologie stresové reakce.....	14
1.3 Jak stres ovlivňuje kognitivní schopnosti	17
1.3.1 Kognitivní versus zvyková paměť	18
1.3.2 Další faktory ovlivňující využívání kognitivní či zvykové strategie	23
1.4 Jak se vyrovnat se stresem – coping	24
1.4.1 Coping strategie v praxi.....	27
1.4.2 Coping style u domestikovaných zvířat.....	28
1.5 Psovití (<i>Canidae</i>)	29
1.5.1 Pes domácí (<i>Canis lupus familiaris</i>)	29
1.5.1.1 <i>Kognitivní schopnosti psa.....</i>	<i>31</i>
1.5.1.2 <i>Individuální rozdíly mezi psy.....</i>	<i>33</i>
1.5.1.3 <i>Stres a coping strategie u psa.....</i>	<i>34</i>
2 CÍL DIPLOMOVÉ PRÁCE A DÍLČÍ VÝZKUMNÉ OTÁZKY.....	38
3 MATERIÁL A METODIKA PRÁCE	39
3.1 Tréninkový protokol a odměňování	39
3.2 Design experimentu	40
3.3 Schéma experimentu	41
3.4 Subjekty.....	42
3.5 Tréninková metoda.....	44
3.6 Dotazníky	48
3.7 Etogram	50
3.8 Kardiovaskulární měření	51
3.9 Analýza dat.....	53
5 VÝSLEDKY	54
5.1 Kardiovaskulární měření	54
5.2 Etogram	59

5.3	Personalita – etogram	66
5.4	Etogram – kardiovaskulární měření	67
5.5	Lineární modely	68
6	DISKUZE	71
6.1	Diskuze výsledků s cíli práce	72
6.2	Výsledky a výzkumné hypotézy	80
	ZÁVĚR	84
	SEZNAM TABULEK.....	86
	SEZNAM GRAFŮ	87
	SEZNAM OBRÁZKŮ	88
	SEZNAM POUŽITÝCH ZDROJŮ.....	89

ÚVOD

Na tréninku pozitivním posilování, do jehož tajů jsem v posledních letech nahlédla, mě nejvíce fascinovala nejenom cesta, jak komunikovat a dorozumívat se se zvířaty, ale i to, že jim jeho pomocí usnadňujeme komunikaci s námi. Tím zvířatům zlepšujeme život v lidských podmínkách. Velkou inspirací, kterou mi dal, je i jeho přesah do osobního života (Harris, 2016) a do ochrany volně žijících druhů (Lombardi, 2018).

Pokud zvíře něco učíte, jste dennodenně v kontaktu s jedincem, který vnímá svět dle své vlastní percepce a kognice, pracujete tak s jeho emocemi a stresem. Motivace k napsání této diplomové práce vzešla z touhy poznat procesy, které předcházejí nárustu stresu u zvířat, a naučit se, jak takovému stresu předcházet a tím mezi člověkem a zvířetem upevňovat dialog, který bude tou nejvíce možnou etickou cestou mezidruhové komunikace.

Tématem mé diplomové práce je koncept default varianty chování, který v tréninku s exotickými i domácími zvířaty využíváme. Default varianta je chování, které v tréninku zmírňuje hladinu stresu či excitace a napomáhá kognitivnímu zpracovávání. Snažila jsem se zjistit, jak tato default varianta ovlivňuje míru stresu (měřeného behaviorálními parametry i fyziologickým měřením).

První kapitola této práce je věnována procesům učení, na nichž trénink pozitivním posilováním stojí. Následující kapitola je zaměřena na základní informace o podstatě stresu – jak funguje a k čemu jej lze využít. Další kapitola, která propojuje dvě kapitoly předchozí, je věnována tomu, jak stres ovlivňuje některé kognitivní procesy. V předposlední kapitole je představena default varianta chování a další strategie (*coping*), které pomáhají organismům vyrovnávat se stresem. Koncept default varianty je vysvětlen na učení psa domácího (*Canis lupus familiaris*), jemuž jsem proto věnovala poslední kapitolu. Pes je totiž zvíře, které má s člověkem unikátní vztah, který může daný proces silně ovlivňovat.

1 LITERÁRNÍ PŘEHLED

1.1 Učení

Během evoluce se vyvinula u zvířat schopnost vytvářet v kontextu předvídatelného prostředí některé typy chování, která jim umožňují přežít a rozmnožovat se. Tato schopnost se pak realizuje prostřednictvím preadaptací, které však nemusejí být vždy dostatečné. V takových případech dochází k uplatnění procesu učení, který umožňuje jedinci měnit své chování a znalosti v reakci na dynamické změny jeho prostředí. Učení se o vztazích mezi událostmi a následky vlastního chování pak dává zvířatům nepostradatelnou adaptivní výhodu (Zental *et al.* 2014). Adaptivní funkce učení je v rámci jednoho biologického kontextu spojena s ukládáním do paměti, ale také zapomínáním, které napomáhá třídění užitečných vzpomínek (Bouton, 1994). Paměť je definována jako schopnost vybavovat si, co do ní bylo dříve uloženo, a rozdělujeme ji jak z pohledu časových, tak obsahových parametrů.

V rámci své diplomové práce se zaměřuji na některé typy učení, mezi které patří primárně asociativní učení – klasické a operantní podmiňování (D'Souza *et al.*, 2021).

1.1.1 Asociativní učení

Věda se začala asociativním učením zabývat před více než sto lety a dodnes se jedná o velmi aktivní oblast výzkumu. Za první poznatky vděčíme hlavně slavným jménům jako Thorndike, Pavlov a Skinner, díky jejichž poznatkům o elementárním asociativním učením jsme mohli více porozumět komplexním způsobům chování a kognice (Schneider & Morris, 1987; Strick, 2016; Thorndike, 1933; Wasserman & Miller, 1997).

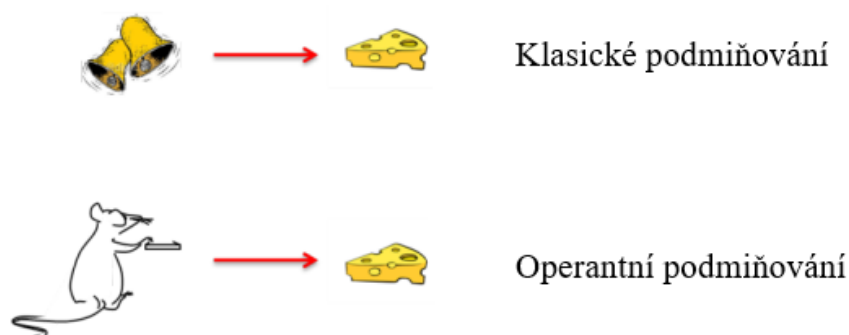
Podstatnou roli v učení lidí i zvířat hraje klasické podmiňování (viz obr. 1). Tento behaviorální fenomén umožňuje zvířatům bezprostřední adaptaci na biologicky signifikantní události a jeho studiem můžeme porozumět tomu, jak se zvířata i lidé učí spojitosti mezi dvěma událostmi (Pearce & Bouton, 2001). Klasické podmiňování, jeden z primárních mechanismů učení, ukazuje, jak jsou asociovány původně neutrální stimuly a ty biologicky relevantní (jídlo, voda apod.). Tato asociace vede k tomu, že zvíře reaguje již na podmíněný stimul (*conditioned stimulus*), který predikuje nepodmíněný stimul (*unconditioned stimulus*). Kromě výše zmíněného nám klasické podmiňování vysvětluje, jak neutrální stimuly mohou samy o sobě kontrolovat a vyvolávat různá chování (Chance, 2013; McSweeney & Murphy, 2014). Nezahrnuje však pouze jednoduchý vztah mezi stimuly, ale i veškeré doprovodné okolnosti, kterými organismus reaguje na očekávání biologicky relevantního stimulu

(průzkumné chování, míra vzrušení, fyziologická příprava, emoce). Averzivní podmiňování je jednou z variant klasického podmiňování, která učí, čemu se vyhýbat. Například v potravním kontextu se jedná o variantu učení, která je důležitá pro neopakování konzumace potravy, která jedinci nedělá dobře (Bouton, 2021). Klasické podmiňování má také nepopíratelný efekt na operantní chování, neboť ho může motivovat i posilovat (Balleine, 2005).

Operantní podmiňování, často také označované jako instrumentální učení, představuje učení se z důsledků vlastních akcí (viz obr. 1). Toto konsekvenční učení ovlivňuje pravděpodobnost proběhlého chování následně v budoucnosti (*law of effect*) (Skinner, 1965). Tato pravděpodobnost je ovlivněna odměnou (*reinforcer*) nebo trestem (*punishment*), přičemž obojí se dělí na pozitivní (něco se do prostředí přidává) a negativní (něco je z prostředí odebráno). V případě, že operantní podmiňování pracuje s konceptem odměn a trestů jak v pozitivní, tak negativní formě, mluvíme o *reinforcement learning* (Baron & Galizio, 2005; Sutton & Barto, 1998). Odměna (*reinforcer*) je „objekt“ v prostředí, který organismus zpracovává skrze senzorické receptory a nervovou soustavu a určitým způsobem je definována pomocí chování organismu. Slovem objekt zde není myšlen jen objekt fyzický, ale i kontext prostředí (možnost vyhledání skrýše; rozdílné teploty; podmínky pro provedení chování). Jedna z těchto funkcí je, že indukuje učení. Další, že způsobuje průzkumné a konzumační chování a také pozitivní emoce. Učení si žádá časovou souslednost mezi podmíněným stimulem, vlastní akcí a reinforcerem (Wise, 2006).

Jednou z důležitých podstat operantního podmiňování je, že dovoluje studovat, jak následky ovlivňují tzv. „dobrovolné“ chování. Zvířata mají možnost si dané chování zvolit a následně jej opakovat, nebo nikoliv (Bouton, 2021). Výzkum operantního podmiňování se dále zabýval dalšími dimenzemi ovlivňujícími proces učení, jako jsou například rozvrh odměn, generalizace a diskriminace stimulů nebo jejich vliv na kontrolu chování (Chance, 2013). Poslední jmenovaná kategorie (vliv stimulů na kontrolu chování) se využívá při experimentech, které studují, jak další kognitivní procesy, tak i to, jak zvířata vidí barvy či detekují magnetická pole (Avarguès-Weber & Giurfa, 2014; Haugh & Walker, 1998).

Obrázek 1 Klasické a operantní podmiňování

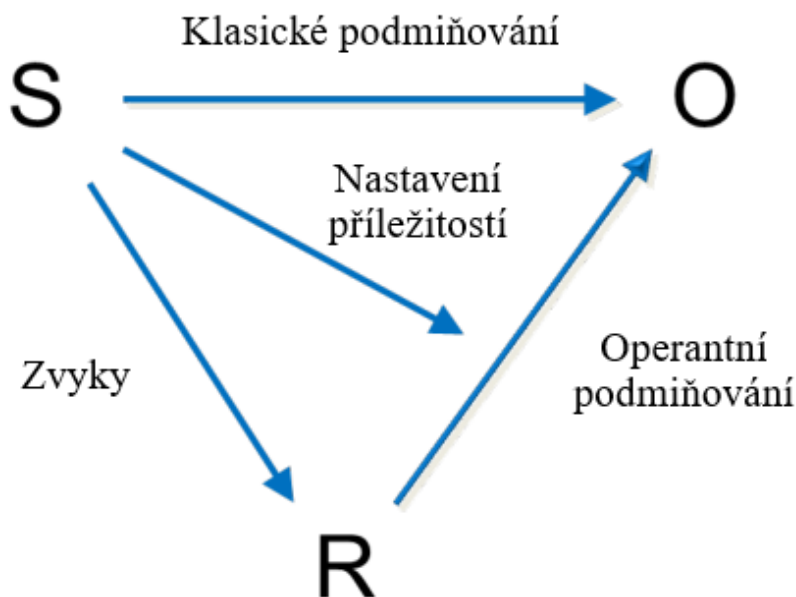


Zdroj: převzato a upraveno z Bouton, 2014.

Klasické a operantní podmiňování. V klasickém podmiňování zvíře asociuje neutrální stimul a relevantní události. V operantním podmiňování si zvíře spojuje svůj projev chování s relevantní událostí. (převzato a upraveno z Bouton, 2021).

Operantní podmiňování je navázané na klasické, jelikož stimul, prvotně klasicky podmíněný s určitou biologicky relevantní situací, vypovídá o kontextu celé situace – chování je tedy takzvaně pod kontrolou stimulu – *discriminative stimulus* (viz obr. 2). Jedinec si tedy na základě situačního kontextu (stimulů, které získal z prostředí) své chování volí, a to na základě očekávané hodnoty reinforceru možných variant chování – *reinforcer devaluation effect* (viz. obr. 2) (Colwill & Rescorla, 1986; Bouton, 2021). *Reinforcement learning* se proto nazývá také „goal-directed“, jelikož se jedná o chování směřující k cíli (Dickinson & Balleine, 1994; Wise, 2006). Do zapojených oblastí mozku patří neurony dopaminergního a serotoninergního systému, nucleus accumbens, orbitofrontální kortex, amygdala a struktury zapojené do procesu rozhodování (*decision making*) – dorzolaterální prefrontální kortex a parietální kortex (Beeler & Mourra, 2018; Schultz, 1997; Zhong *et al.*, 2017). Dopamin v mezolimbickém systému je považován za nutný pro učení se motivační hodnotě stimulu (události), kdy je tato naučená hodnota následně použita organismem v procesu rozhodování a ovlivňuje tak jeho budoucí chování. Výše popsany systém je důležitý v tom, že přispívá k vytvoření dostatečné míry motivace pro překonávání výzev, které jsou pro organismus náročné (Hollon *et al.*, 2015).

Obrázek 2 Obecný mechanismus učení se asociací



Zdroj: převzato a upraveno z Bouton, 2014

Každé odměnění či potrestání ovlivňuje operantní chování (response – R), které je spojené s biologicky relevantní událostí (outcome – O) a asociováno s přítomností některých stimulů (stimulus – S). Klasické podmiňování – jedinec se učí asociaci mezi stimulem a biologicky relevantní událostí (S–O). V operantním podmiňování se jedinec učí asociovat svoji akci s relevantní událostí (R–O). „Reinforcer devaluation effect“ (R–O) – představuje nástavbu operantního podmiňování, kdy se jedinec učí více variant vztahů mezi různými typy chování a jejich možnými výsledky. S–(R–O) situace, kdy stimul otvírá jedinci možnost vytvořit operantní chování se znalostí budoucího reinforceru (diskriminační učení) (převzato a upraveno z Bouton, 2021).

Pokud organismus často a opakovaně provádí instrumentální chování, stává se jeho chování více automatické a rutinní. Z instrumentálního (goal-directed) chování se stává zvykové (S–R) (viz obr. 2) (Holland, 2004).

1.1.1.1 Teorie asociativního učení v praktickém využití

Učení je determinováno převážně prostředím a jeho zákonitosti jsou obecné – napříč druhy a situacemi. Tímto se zabývá převážně aplikovaná behaviorální analýza (*applied behavior analysis* – ABA), která implementuje behaviorální principy a metody tak, aby pomohla řešit behaviorální problémy v praxi. Opatrně mění chování (*behavior*) pomocí stimulů, událostí či podmínek, které se vyskytují před určitým chováním (*antecedents*) a po něm (*consequences*). Pomocí metody ABC (*antecedent, behavior, consequence*, pojmy analogické SRO – *stimulus*,

response, outcome) se analyzuje chování lidí i zvířat pro větší pochopení a následně jeho predikování a změnu. Tato metoda je založena na několika poznatcích. Mít kontrolu nad vnějším prostředím je odměňující a motivuje zvířata ke zdravému chování. Zvířata si volí učení se za odměnu, i když je tato odměna běžně volně dostupná. Na vědecky ověřených principech o učení a chování je postaven trénink pozitivním posilováním (*positive reinforcement training*) (Friedman, 2012; Martin & Friedman, 2004).

Moderní trénink zvířat cestou pozitivního posilování je dnes praktickým oborem s pevnými vědeckými základy (Bailey & Gillaspay, 2005; Bihm *et al.*, 2010; Fernandez & Martin, 2021), jež stojí především na americkém behaviorismu. V posledních letech se ale do tohoto oboru podařilo implementovat i prvky klasické etologie či fyziologie, které jsou schopny měřit a popisovat přirozené pochody v těle zvířete během tréninku. V zoologické zahradě trénink pozitivním posilováním zlepšuje welfare zvířat tím, že rozvíjí jejich fyzické a psychické dovednosti. Pomáhá také v péči o zdraví zvířete bez nutnosti uspání (veterinární ošetření, přesuny zvířete). Tradiční představa pozitivního tréninku předpokládá, že u zvířete nemůže během tréninku dojít k nežádoucímu stresu, pokud mu nehrozí trest za chybu. Pozitivnímu tréninku se proto také přezdívá učení úspěchem. Dnes však již z praxe víme (Harris, 2020), že i při absenci trestů může například zvýšený počet neúspěšných pokusů trénovaného jedince spolu s vysokou motivací vyvolat vysokou hladinu stresu, která může u některých zvířat vést až k agresí či přeskokovému chování. Během tréninku zvíře potřebuje znát odpověď na to, jak iniciovat a terminovat trénink, jaká je jeho motivace a kde má bezpečný prostor. Většina těchto otázek se týká kontroly nad prostředím spíše než motivace pro danou interakci.

1.2 Biologie stresu a emočního vzrušení

Subjektivní prožitek, kdy organismus vnímá změny v okolí jako potenciálně nepříjemnou hrozbu, nazýváme stresem (Huether, 1996). Ačkoliv převažují tendence vnímat ho negativně, je stres spíše ambivalentní fenomén a my sami ho za určitých podmínek (např. adrenalinové sporty) rádi vyhledáváme. Mnoho stresorů je dokonce mírných či skoro nepoznatelných (Hollon *et al.*, 2015). Seyle (2013) rozdělil stres na pozitivní či fyziologický – *eustress* a na negativní – *overstress* a *distress*.

Stresový stimul je jak vnější, tak vnitřní povahy. Za jeho percepci jsou zodpovědné mozkové struktury jako prefrontální kůra, hipokampus a amygdala. Prožívaný stres může trvat roky či měsíce (chronický), nebo hodiny či pouhé minuty (akutní). Nemusí se jednat jen o velmi traumatizující situace, ale i o běžné každodenní události, které nás mohou posouvat dál (Ness

& Calabrese, 2016; Selye, 2013). Stresová reakce je duální povahy. Organismus začíná v klidové fázi a následně prochází fázemi eustresu (fyziologická adaptace) a distresu (maladaptivní povaha) nebo může první fázi přeskočit a přejít rovnou do fáze distresu (McEwen & Wingfield, 2010; Selye, 2013).

Jak silně je stres vnímán, závisí především na subjektivní percepci, intenzitě, délce, predikovatelnosti stresoru a ze všeho nejvíce na vnímaném stupni kontroly nad oním stresorem (Koolhaas *et al.*, 2011). Za jeho posouzením, založeným na osobní historii, stojí prefrontální kortex a limbické struktury. Prefrontální kortex a limbické struktury napomáhají vytvoření adaptivního chování, což vidíme například právě na zvýšené plasticitě neuronů vyvíjejících se v hippocampu (Kempermann, 2012). Amygdala a hippocampus jsou propojeny s hypothalamem, který centrálně řídí fyziologickou reakci. Prožívaný stres rozehrává v těle symfonii, do které je zapojeno mnoho peptidů, transmitterů a hormonů (Joëls & Baram, 2009; Schwabe & Wolf, 2013). Rozehraný orchestr slouží k vyrovnaní se s touto situací a vrací organismus zpět do rovnováhy nejenom fyziologickými, ale i behaviorálními adaptacemi (Chrousos, 2009; Levine, 2005).

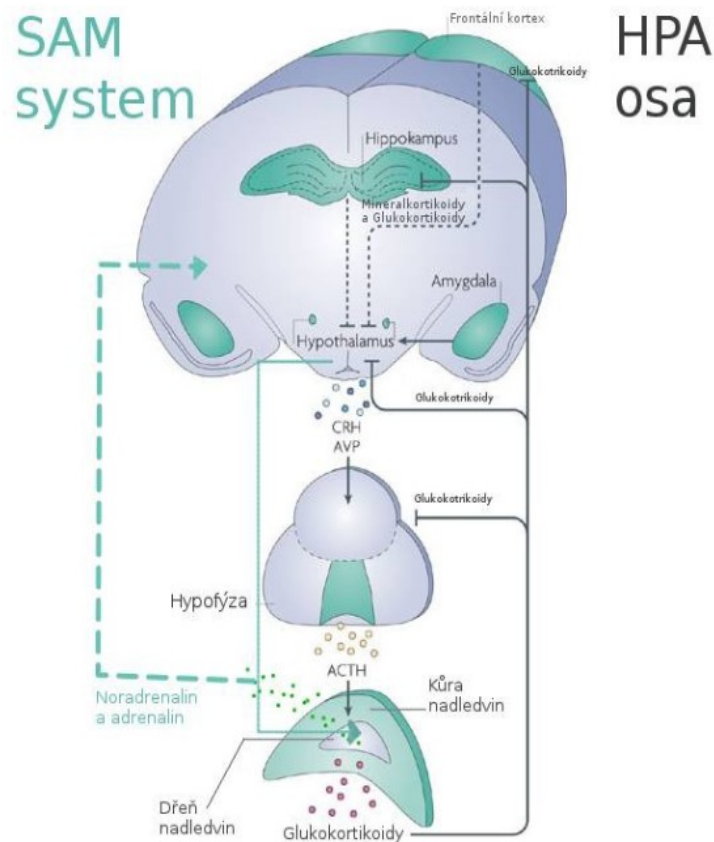
Odpovědi na akutní stresor jsou obecně adaptivní, prospěšné danému jedinci a potenciálně rozhodující o jeho přežití (Hollon *et al.*, 2015). V případě příliš silného stresu (*overstress/distress*) je tato cena za adaptaci poměrně vysoká (například emoční poruchy), ovlivňuje další biologické funkce (růst, reprodukci) a je spojena s trápením (McEwen, 2008; Mariti *et al.*, 2012). Stres umožňuje adaptaci na měnící se prostředí – nejenom tvarováním našeho chování, ale i svým vlivem na naše kognitivní schopnosti (dovednosti, procesy a funkce). Pomocí kognitivních schopností získáváme, zpracováváme, uchováváme a následně využíváme informace z vnitřního i vnějšího světa (Shettleworth, 2009). Stres nám umožní vytvořit tak silnou vzpomínku, abychom se příště podobné situaci vyhnuli. Podporuje nás v kognitivním přemýšlení, ale pokud je potřeba, dokáže nás rychle přepnout k využití rychlé reakce, kterou dobře známe. Reakce každého jedince však nemusí být stejná. Mezi savci jsou velké rozdíly, za kterými může stát jak genetický polymorfismus, tak fyziologická reaktivita našich systémů či rozdílný ontogenetický vývoj (McIlwrick *et al.*, 2016; Nederhof & Schmidt, 2012; Provençal & Binder, 2015).

1.2.1 Fyziologie stresové reakce

Známé jsou zejména dva fyziologické systémy, které se na stresové reakci podílí. Endokrinní osa hypothalamus-hypofýza-nadledvinky (HPA) a sympato-medulární systém neboli SAM

(viz obr. 3). V případě SAM je velmi rychle amygdalou aktivován hypothalamus. Ten nervově spustí v nadledvinkách sekreci adrenalinu a noradrenalinu. Tyto katecholaminy, vycházející z dřene nadledvin, mají další centrální a periferní funkce. Připravují organismus na *fight-flight-freeze* reakci tím, že zvyšují srdeční tep a zásobují svaly krví. V tu samou chvíli aktivace HPA osy způsobí, že neurony z paraventrikulárního jádra hypothalamu uvolňují kortikotropin-releasing hormon a arginin-vasopresin. Hormonální kaskáda je pomalejším procesem. Hormon uvolňující kortikotropin (*corticotropin-releasing hormone* – CRH) má vliv na hypofýzu, která vede k sekreci beta-endorfinu a adrenokortikotropního hormonu a tím následně k sekreci glukokortikoidů z kůry nadledvin. Glukokortikoidy se dostávají do mozku, kde se váží na mineralkortikoidní (vysoce afinní) a glukokortikoidní (nízce afinní) receptory a tím zpětnovazebně ovlivňují citlivost HPA osy (Lupien *et al.*, 2009; Sapolsky *et al.*, 2010; Schwabe & Wolf, 2009). Receptory (mineralkortikoidní i glukokortikoidní) mají zásadní roli nejenom v zapojení do regulace HPA osy, ale také v procesu kognitivního posuzování (Roozendaal, 2002). Oba tyto systémy mohou být aktivovány na škále mírně–silně, která se odvíjí nejenom od prožívané stresové situace a životní historie, ale i od genetického pozadí jedince, který je jí vystaven (de Kloet *et al.*, 2005).

Obrázek 3 SAM systém a HPA osa



SYMPATO-ADRENÁLNÍ MEDULÁRNÍ SYSTÉM

Po rozpoznání stresoru amygdala aktivuje hypothalamus, který nervově ovlivňuje nadledvinky, které začnou sekretovat noradrenalin. Ten má další centrální a periferní funkce. Autonomní aktivace může nepřímo vést k uvolňování noradrenalinu v mozku.

HYPOTHALAMUS-HYPOFÝZA-NADLEDVINKY OSA

Neurony z paraventriculárního jádra hypothalamu uvolňují kortikotropin releasing hormon (CRH) a arginin vasopresin (AVP). CRH spouští sekreci beta-endorfinu (opioidní polypeptid, neurotransmitter a neuromodulátor) a adrenokortikotropní hormonu (ACTH) z hypofýzy- vedoucí k produkci glukokortikoidů z kůry nadledvin. Glukokortikoidy putují do mozku, kde regulují uvolňování ACTH a CRH, návazáním na kortikosteroidní a mineralkortikoidní receptory a tím zpětnovazebně citlivost HPA osy.

Zdroj: převzato z Lukavská, 2016; kde bylo vytvořeno dle Lupien *et al.*, 2009 a upraveno dle Schwabe *et al.*, 2010.

1.3 Jak stres ovlivňuje kognitivní schopnosti

Stres ovlivňuje pozornost, paměť (vytváření paměťových stop a jejich uchovávání, následné vybavování si, ale také opěťované znovu upevňování či vyhasínání s ohledem na to, ve které fázi je prožíván) a rozhodování (Goldfarb *et al.*, 2017; Liston *et al.*, 2009; Porcelli & Delgado, 2017; Sanguino-Gómez *et al.*, 2021; Schwabe *et al.*, 2012). Ovlivňuje zaměření pozornosti směrem k přítomnosti spíše než k budoucnosti, a tím může snižovat schopnost konceptualizovat si možné odměny, zisky či benefity (Frankenhuis *et al.*, 2016). Stres také snižuje schopnost generalizovat mezi vzpomínkami, což může mít za následek rigidnější chování (Dandolo & Schwabe, 2016).

Každodenně se jedinec vyskytuje v situacích, kdy řeší, zda se rozhodnout pro variantu, o které má méně informací (*explore strategy*), či pro tu, která je mu známá (*exploit strategy*). Toto rozhodování je závislé na předchozích zkušenostech a očekávání odměny či trestu – stres je jedním z faktorů, který zvyšuje tendenci nevytvářet nová chování (Harms, 2017). Stres ovlivňuje rozhodování (*decision-making*) i neurální substrát motivačního chování (Lopez & Flagel, 2021). V kontrole motivačního chování má hlavní roli mezolimbický dopaminový systém. Stres je schopný způsobit až padesátiprocentní redukci samovolně aktivních dopaminových neuronů ve ventrální tegmentální oblasti (VTA) a tím působit na motivační a apetitivní chování (Hollon *et al.*, 2015). Ovlivňuje motivaci provést nové chování tím, že dříve zastavuje hledání jiných alternativ (Ironsides *et al.*, 2018; Starcke & Brand, 2012). Stres snižuje ochotu podstupovat rozhodnutí, která víme, že budou náročná. Do těchto rozhodnutí o výzvách je zapojena nervová síť prefrontálního kortexu a katecholaminy středního mozku (noradrenalin a dopamin) (Vriens, 2021). Silný stres může svým inhibičním vlivem na neurony serotoninu a dopaminu snižovat reakci jedince na vnímanou odměnu (Zhong *et al.*, 2017).

„Jak moc si pamatujeme“ (kódování, konsolidace i rozpomínání se) úzce souvisí s tím, jak je působení stresu načasované. Stres přítomný během učení posiluje paměťové schopnosti. Napomáhá pamatovat si relevantní události a zvyšuje výkon paměti (McGaugh, 2000; Schwabe *et al.*, 2010). Současně však zhoršuje zapamatování si neutrálních informací (Payne *et al.*, 2006). Za tento efekt stresu jsou zodpovědné emoce a interakce stresových hormonů – glukokortikoidů a noradrenalinu bazolaterální amygdaly (de Kloet *et al.*, 1999; Diamond *et al.*, 2007; Roozendaal, 2000). Pokud v souhře s glukokortikoidy není i noradrenalin (léze v BLA/antagonista beta-adrenergického receptoru) (Roozendaal & McGaugh, 1997; Roozendaal *et al.*, 2006; Schwabe *et al.*, 2011;) nebo v souhře s noradrenalinem nejsou glukokortikoidy

(antagonista GK) (Sandi & Rose, 1994), tak se tento podporující efekt ruší (Schwabe *et al.*, 2010). Saldanha *et al.*, (2000) ve své studii prokázali, že u sýkory druhu *Parus gambeli* může stres zvyšovat paměťové schopnosti při nalézání potravních skrýší. Během epizody učení pomáhá eustres k lepšímu zapamatování si, což platí při nízkých hladinách stresových hormonů (*inverted U-shaped*) (Roozendaal, 2000; Pugh *et al* 1997). Tato funkce kortizolu byla ukázána například na učení varovného volání u syslů *Spermophilus beldingi* (Mateo, 2008). Schopnost apetitivního i averzivního učení se pod vlivem stresu zvyšuje, a to nezávisle na tom, zda je takové chování spojeno s pozitivními či negativními stimuly, což naznačuje, že oba tyto typy učení jsou pod stejným modulačním systémem (Zorawski & Killcross, 2002). Stres ale i může učení zhoršovat, opět nezávisle na tom, jestli očekáváme odměnu nebo se vyhýbáme trestu (de Berker *et al.*, 2016). Stres, který se vyskytuje před nebo po epizodě učení má opačný efekt než ten, který je prožívaný během – zhoršuje výkon paměti (Diamond *et al.*, 2006; shrnuto v Joëls *et al.*, 2006).

Stres má vliv na zapojování různých paměťových systémů, které se funkčně a anatomicky liší, a tím ovlivňuje i chování jedince. Pod jeho vlivem dochází k přepnutí z flexibilních kognitivních systémů učení a paměti k těm rigidnějším (zvykovým). Znamená to, že si během stresového prožívání zvolíme spíše chování, které je rychlé a v minulosti se nám už kolikrát vyplatilo. Takové, kdy uvažováním nad ním neztrácíme zbytečnou energii. Přepnutí paměťových systémů v reakci na stres je obecně vysoce adaptivní, jelikož je účinnější (jsme rychlí a neváháme), méně zatěžující a šetří energii pro to, co nastane dále (Schwabe, 2013; Schwabe & Wolf, 2009; Schwabe & Wolf, 2012; Schwabe & Wolf, 2013; Schwabe *et al.*, 2007). Z dlouhodobého hlediska však za něj platíme cenu v podobě snížení behaviorální flexibility – tedy schopnosti reagovat na změny a adaptovat se na nové prostředí (Graybiel, 2008). Jelikož je zvykové učení poměrně rigidní a navázané na určité stimuly a kontexty, tak může za určitých podmínek přispívat k dysfunkčním způsobům myšlení a chování (PTSD, závislost, deprese) (de Kloet *et al.*, 2005).

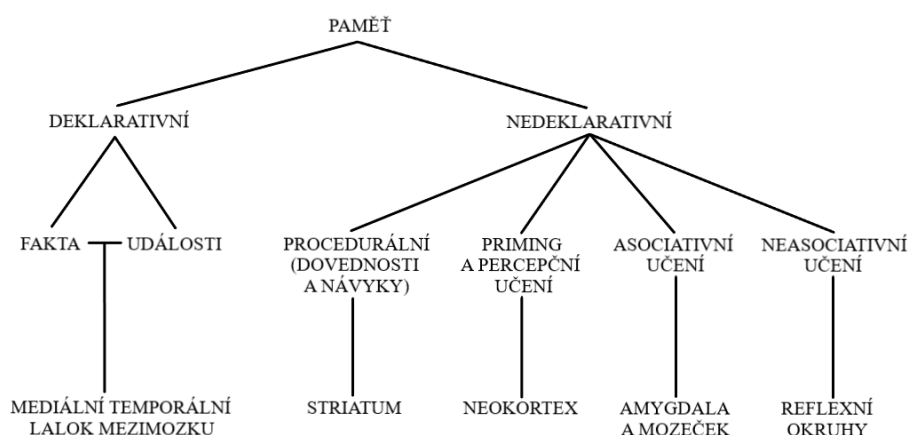
1.3.1 Kognitivní versus zvyková paměť

Optimální funkce paměti a následného chování, které z ní vychází, je vyváženou interakcí mezi neuroanatomickými sítěmi, které mohou být modulovány stresovými hormony (McEwen & Sapolsky, 1995). Formace zvykové paměti se v evoluci savců vyvinula tak, aby každodenně v různých situacích umožňovala jedinci reagovat rychle, ačkoliv méně flexibilně. Kognitivní paměť se u nich naopak vyvinula jiným směrem. Umožnila jim uchopit situace

celistvě a rozhodovat se racionálněji (Trimmer *et al.*, 2008). Pokud se jedinec během procesu učení nachází ve stresu, tak jeho amygdalou řízená fyziologická odpověď zvyšuje zapojení zvykové paměti (závislé na striatu) a zhoršuje zapojení kognitivní paměti (závislé na hipokampu) (Hermans *et al.*, 2011; Ness & Calabrese, 2016; Smeets *et al.*, 2019). První evidence přepnutí z kognitivní do zvykové paměti pochází z článku z roku 2001, který ji zaznamenal u potkanů ve vodním bludišti (Kim *et al.*, 2001).

Pro rychlejší orientaci v taxonomii paměťových systému přikládám obrázek (viz obr. 4). Paměťové procesy se u lidí v základu rozdělují na vědomé a nevědomé a pracují buď spolu, anebo proti sobě. Oblasti mozku, které jsou klíčové pro paměťové procesy, se silně překrývají s oblastmi mozku zahrnutými ve fyziologii stresové odpovědi (Ness & Calabrese, 2016).

Obrázek 4 Taxonomie paměťových systémů



Zdroj: převzato a upraveno ze Squire (2004)

Mnoho výzkumů sledujících vztah stresu a učení se zaměřuje na prostorové učení, averzivní učení a učení vedoucí k získání apetitivních cílů (Blackwell *et al.*, 2010; Hollon *et al.*, 2015). V kontrolovatelných podmínkách se efekt stresu na paměťové systémy testuje v několika různých úlohách: prostorové navigace (*spatial learning task*), PCL (*probabilistic classification learning*) a v úloze instrumentálního učení (*instrumental learning task*).

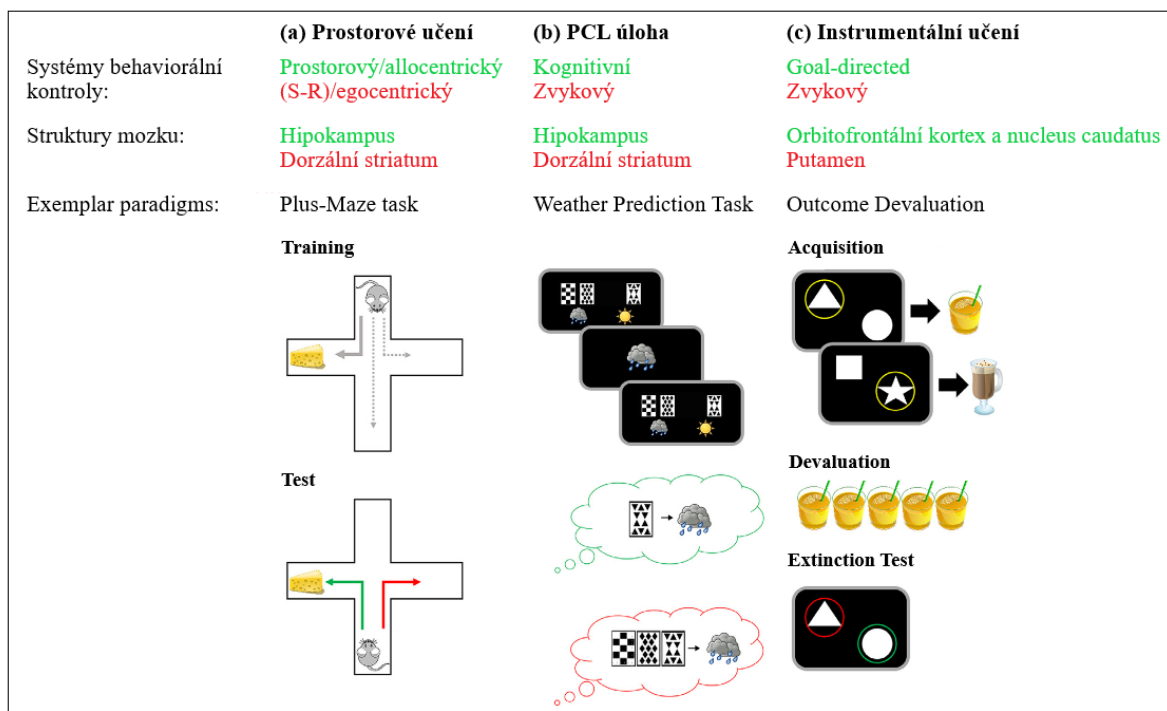
Následným rozdělením jsem se inspirovala u Ness & Calabrese, (2016) a Wirz *et al.*, (2018) (Obr.5):

- 1) Prostorová navigace: Zvíře je nejdříve natrénováno, aby v prostorové úloze nacházelo cílové místo. V následném testu je pozice tohoto místa změněna a sleduje se reakce subjektu, podle kterých vodítek se k cíli dostane.
- 2) PCL úloha: konkrétně *weather task*: Člověk je trénován, aby na základě čtyř karet s rozdílnými abstraktními symboly, kde každá definuje jinou pravděpodobnost slunečného či deštivého počasí, dokázal následně při předložení jedné až tří karet předpovědět počasí.
- 3) Instrumentální učení: Subjekt je trénován ve dvou operantních úlohách vedoucích k rozdílným potravním odměnám. Jedna z odměn má následně sníženou hodnotu (přístupem *ad libitum*). V testu se sleduje následné chování subjektu v operantní úloze a jeho volba s ohledem na předpokládanou odměnu.

Každá z úloh je zaměřená na využití některých paměťových systémů (Ness & Calabrese, 2016; Wirz *et al.*, 2018) (Obr. 5):

- 1) Prostorová navigace: Hipokampus a prostorové učení, kdy se pomocí spojení mnoha různých podnětů vytváří vnitřní kognitivní mapa. Nebo dorzální striatum a procedurální odpověď paměťového systému, kdy se učí asociace mezi proximálním podnětem a chováním (S–R tzv. *stimulus response learning*) (Packard & Knowlton, 2002; Siller-Pérez *et al.*, 2017)
- 2) PCL úloha: Hipokampus a na něm závislá deklarativní paměť, nebo striatum a na něm závislá procedurální paměť (Knowlton *et al.*, 1996).
- 3) Instrumentální učení: Prefrontální kůra a na ní závislé *goal-directed* učení, kdy se zvažuje aktuální hodnota odměny. Nebo dorzální striatum, na kterém je závislé S–R učení a chování není navázané na aktuální odměnu (Dickinson, 1985; Tricomi *et al.*, 2009).

Obrázek 5 Schéma úloh – systémy učení a mozkové struktury



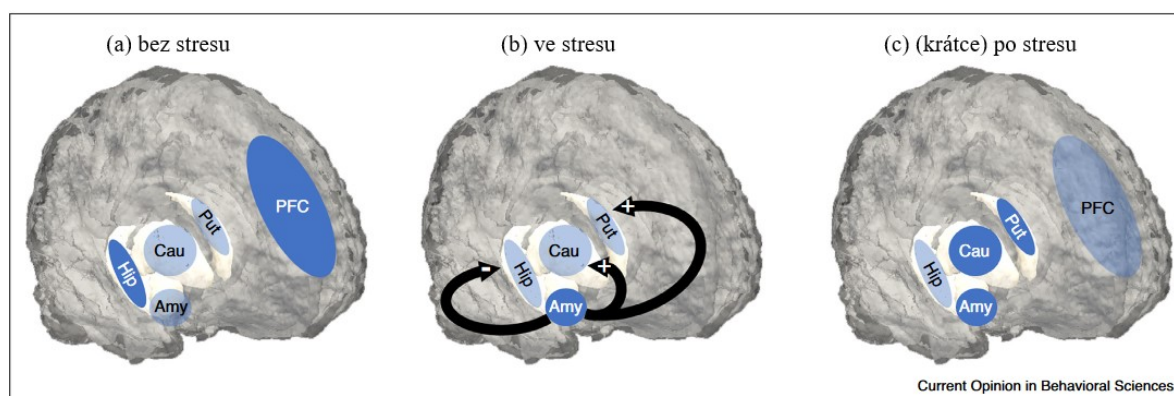
Zdroj: převzato a upraveno z Wirz *et al.*, (2018).

Pokud kódování a konsolidace paměti probíhají v klidném stavu, tak oba paměťové systémy pracují samostatně a současně ukládají informace. V emočně vzrušivých situacích však amygdala moduluje zapojení těchto systémů způsobem, kdy uvolňuje zvykový (*habit*) systém od kompetitivního/inhibičního vlivu kognitivního (*cognitive*) systému (Packard & Gabriele, 2009; Packard & Wingard, 2004; Wingard & Packard, 2008). Toto může být řízeno expresí mineralkorikoidního receptoru (Vogel *et al.*, 2016; Wirz *et al.*, 2017b). Přesný mechanismus však není ještě úplně znám (Fournier *et al.*, 2017; Goldfarb *et al.*, 2017). Následné chování, které je řízeno vybavením si uložených informací, je závislé na 1) primárním paměťovém systému použitým během epizody učení a na 2) paměťovém systému, který je použit během následného vybavování si. Prožívaný emoční stav ovlivňuje přístup k paměťovým systémům a uloženým informacím, a v důsledku toho pak následné rozpomínání si (Buchanan & Lovallo, 2001).

Vliv stresu na zapojení paměťových systémů (Ness & Calabrese, 2016; Wirz *et al.*, 2018) (viz obr. 6):

1. Prostorová navigace: Stres upřednostňuje S–R strategii učení, která je závislá na dorzálním striatu před kognitivní pamětí závislou na hipokampu (Kim *et al.*, 2001; Packard & Gabriele, 2009; Packard & Wingard, 2004; Schwabe *et al.*, 2007; Vogel *et al.*, 2017; Wingard & Packard, 2008).
2. PCL úloha: Stres zvyšuje výkon procedurální paměti (dorzální striatum) a snižuje výkon deklarativní (hipokampus) paměti (Schwabe & Wolf, 2012; Steidl *et al.*, 2011).
3. Instrumentální učení: Stres upřednostňuje S–R strategii, která je závislá na dorzálním striatu před *goal-directed* chováním, za které je zodpovědná prefrontální kůra (Braun & Hauber, 2013; Schwabe & Wolf, 2009).

Obrázek 6 Zapojené mozkové struktury do stresové reakce



Hip – hipokampus; Amy – amygdala; PFC – prefrontální kortex; Put – putamen; Cau – nucleus caudatus (převzato a upraveno z Wirz *et al.*, 2018)

Pro toto přepnutí je naprosto zásadní funkční zapojení bazolaterální amygdaly (viz obr. 6) (Packard & Goodman, 2012; Wahlstrom *et al.*, 2021). Přepnutí mezi paměťovými systémy nemusí současně znamenat zhoršení výkonu, ale naopak ho může zachránit (Hanoch & Vitouch, 2004). Snaha o zachování deklarativní paměti během stresu totiž výkon zhoršuje. Prefrontální kůra je již tak zaměstnána zvládnutím stresové situace, že už nedisponuje kapacitou pro pečlivé zhodnocení situace a vybrání jednoho z mnoha možných chování pro získání toužebného výsledku (Schwabe & Wolf, 2012). Následné přepnutí ke zvykovému chování ve stavu snížených kognitivních zdrojů však nemusí, ale zároveň může vést k zamýšlenému výsledku. Je to spíše heuristická strategie typu „tak jsem to někdy dělal“ a adaptivní mechanismus. Reakce na vyšší stres však nemusí být vždy jednoznačně daná jen

přepnutím na jiný typ učení, ale je také ovlivněna personalitou jedince a dalšími okolnostmi (Smeets *et al.*, 2019).

Náchylnost ke stresu je definována na třech úrovních: a) genotyp b) neuroendokrinní reaktivita a c) emoční reaktivita a personalita (de Kloet *et al.*, 2005). Vliv stresu na paměťové systémy je ovlivněn genetickou variantou adrenergního systému (SAM). Ve dvou nezávislých experimentech (*probabilistic classification learning*) bylo ukázáno, že delece varianty genu pro alfa2b-adrenoreceptor snižuje stresem způsobené přepnutí z kognitivní ke zvykové paměti. Pomocí EEG a fMRI bylo následně ukázáno, že modulační vliv této genetické varianty je spojený s pozměněnou konektivitou amygdaly s mediálním temporálním lalokem a dorzálním striatem (Wirz *et al.*, 2017a). Na základě farmakologických studií se předpokládá, že hlavní roli v přepínání ke zvykovému učení hraje mineralkortikoidní receptor (MR). Někteří jedinci nejsou schopni tohoto přepnutí pod stresem dosáhnout. Předpokládá se, že varianty v genu mineralkortikoidního receptoru způsobují tyto individuální rozdíly. Genetická variabilita koreluje se zvýšenou expresí MR, která usnadňuje stresem způsobené přepínání mezi kognitivním a zvykovým učením (Wirz *et al.*, 2017b). Genetický polymorfismus má vliv na individuální rozdíly v reakci na stress. Genetický polymorfismus v kombinaci s ranými nesnázemi ve vývoji vytváří okruhy v mozku, které jsou citlivější na akutní stres (Coplan *et al.*, 1996).

Stresová reaktivita jedince je modulována genetickým pozadím i ranými zkušenostmi (individuální historií jedince). Genetický profil může být ovlivněn také epigeneticky, například maternální péčí (Weaver *et al.*, 2004).

1.3.2 Další faktory ovlivňující využívání kognitivní či zvykové strategie

Traumatické události v rané fázi života, akutní či chronický stres a vyrovnávání se s ním je velkou výzvou pro každého jedince. Efektivní vyrovnávání se se stresem probíhá na principu, že jak rychle se po objevení stresoru rozehraje fyziologická odpověď HPA osy a SAM systému, tak rychle také po jeho zmizení skončí. Odpověď, která je rychle aktivována, je i rychle ukončena. Pokud toto nenastane, ať už z důvodu příliš silného či dlouhodobého stresu, pak organismus zaplatí za tuto skutečnost svoji daň (*allostatic overload*), například v podobě různých onemocnění (McEwen, 2003). Z pohledu struktury, které nás zajímají, platí, že: chronický stres způsobuje úbytek objemu hipokampu a atrofii neuronů, ale i hypertrofii neuronů v dorzálním striatu. Lidé s posttraumatickým syndromem mají obecně menší hipokampus a zvětšený *nucleus caudatus* (de Kloet *et al.*, 2005). Z výše uvedeného také

vyplývá, že chronický stres favorizuje využití zvykového učení v úlohách prostorové navigace (Schwabe *et al.*, 2008). Přepnutí z behaviorálně flexibilnější strategie chování k strategii rigidnější bylo pozorováno nejen u chronického stresu, ale také jako následek traumatu (Ousdal *et al.*, 2018).

Totéž platí, pokud byl jedinec vystaven působení stresu během období zásadního pro vývoj některých mozkových oblastí (Dias-Ferreira *et al.*, 2009; Dillon *et al.*, 2009; Goff *et al.*, 2013; Schwabe *et al.*, 2008; Soares *et al.*, 2012; Sutherland *et al.*, 1997;). Prenatální stres vede u zdravých jedinců k tomu, že v dospělosti s větší preferencí využívají zvykové strategie (Schwabe *et al.*, 2012). Přepnutí mezi těmito strategiemi jsou schopny už děti v patnácti měsících věku. Seehagen *et al.*, (2015) ukázali zásadní roli akutního stresu na toto přepnutí, které může být potenciálně důležité pro další vývoj jedince. Preference zvykových strategií byla pozorována u adolescentů (Hanson *et al.*, 2017; Harms *et al.*, 2017), kteří zažili stres v raném věku. Adolescenti vyrůstající v dětském domově měli zhoršenou schopnost asociativního učení (Humphreys *et al.*, 2015). Mírný stres, který probíhá během savčí hyporesponzivní periody, může za přítomnosti matky vytvářet pro změnu odolnější jedince (Ladd *et al.*, 2004). Naopak maternální separace způsobuje u potkanů efekt snížení kognitivní flexibility (Spivey *et al.*, 2008).

Za rozdílem ve využívání kognitivní versus zvykové paměti stojí také praxe, kdy zkušenost často lidi vede k tendenci více používat zvykovou paměť. Naopak nezkušení jedinci jsou více otevření k používání té kognitivní (Tricomi *et al.*, 2009).

Schopnosti učení jsou navázané na některé rysy personality (Scheid & Noë, 2010). Nízká úzkostnost je spojena s prostorovou pamětí a častějším využíváním prostorového učení (Hawley *et al.*, 2011). Například bojácnost zvyšuje u koní pravděpodobnost častějšího zvykového chování (Fortin *et al.*, 2018; Valençon *et al.*, 2013), nejspíš proto, že tento rys personality zvyšuje schopnost jedince rychleji přepnout směrem ke zvykové strategii (Lisman & Sternberg, 2013).

1.4 Jak se vyrovnat se stresem – coping

Coping neboli *coping style* je komplexní reakce organismu, kterou se jedinec vyrovnává se stresem. Má dvě hlavní funkce: pokud je to možné, tak stresu aktivně zbavuje (*fight-flight* reakce), nebo se alespoň snaží snížit vliv, který má daná stresující událost na organismus (Lazarus, 1993). *Coping style* úzce souvisí s individuální *fitness* a je součástí životních strategií (*life-history strategies*). *Life-history* je komplex získaných behaviorálních a

fyziologických strategií, které ovlivňují život jedince. *Fitness* jedince je termín, pod který spadá životaschopnost a délka života, schopnost přežít, úspěch v párování se a v reprodukci či plodnost (Schluter *et al.*, 1991). *Coping* je napojený na ochotu k riskantnímu chování a formuje obecný adaptivní vzorec chování, kterým jedinec odpovídá na každodenní výzvy prostředí (Coppens *et al.*, 2010).

Behaviorální strategie jsou potencionálně velmi plastické, ale jsou přirozenou selekcí optimalizovány podle rozdílných situačních kontextů, jež jsou samy pod vlivem působení vnějšího prostředí (Bell, 2007; Lazarus, 1993; Sih *et al.*, 2004). Situační kontext však nevysvětluje veškerou variabilitu *coping* stylů, ty jsou ovlivněny také subjektivní percepcí a posouzením, personalitou, motivací, stupněm vnímané kontroly, zkušeností a genetickým pozadím jedince (Kato & Pedersen, 2005; Rauw *et al.*, 2017; Speisman *et al.*, 1964; Suls & David, 1996; van Oers *et al.*, 2005). Pokud je plasticita limitována, může mít jedinec sníženou schopnost adaptovat se na různá prostředí. Oproti tomu adaptivní behaviorální plasticita může být náročná ve chvílích, kdy jedinec získává a projevuje nová chování, a to i z pohledu senzorických a regulačních mechanismů, které adaptivní behaviorální plasticita zahrnuje. Existuje zde *trade-off* mezi vysokou adaptabilitou na různá prostředí a velmi dobrou adaptací na jeden typ (Rauw *et al.*, 2017). *Coping style* reflektuje, jak se jedinec vyrovnává (behaviorálně i fyziologicky) s podmínkami vnějšího prostředí, které mohou být vnímány jako stresující (Koolhaas *et al.*, 2011).

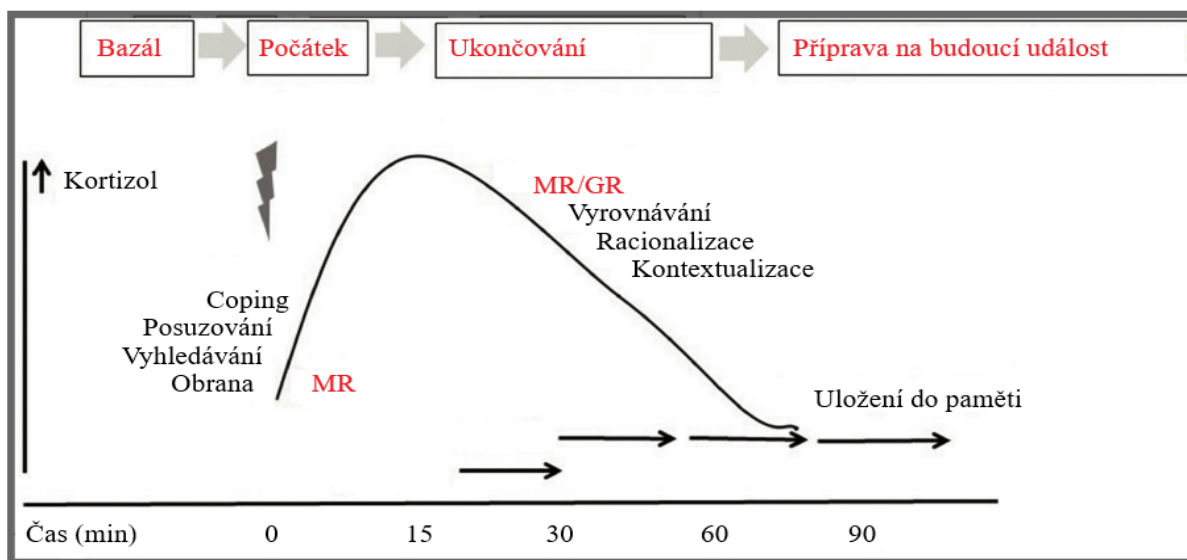
U zvířat se tento fenomén studuje s většími obtížemi, jelikož je složitější rozumět jejich motivacím a chování, které je ovlivněno emocemi a stresem. *Coping style* byl u zvířat rozdělen na základě chování a neuroendokrinní odpovědi na: 1) aktivní – *fight-flight* a 2) pasivní – *conservation-withdrawal* (Benus *et al.*, 1991; Benus *et al.*, 1992). Někdy se v odborné literatuře hovoří o *coping stylu* také jako o *behavioral typu*, který dělí zvířata na 1) proaktivní (*bold type*) a 2) reaktivní (*shy type*). Proaktivní jedinec je agresivnější, impulzivnější, aktivně ovlivňuje situaci, bývá frustrovanější, podstupuje riskantní chování a vyhledává nové věci. Nereaguje citlivě na změny v prostředí a jeho chování je více rutinní. Spoléhá převážně na vlastní predikce a jeho chování bývá rychlé, ale v nových situacích nepřesné. Reaktivní jedinec je naopak méně agresivní a reaguje většinou nehybností. Bývá vnímavější vůči prostředí a jeho chování lze charakterizovat jako více reaktivní na vnější stimuly a tedy flexibilnější. Tento jedinec se lépe adaptuje v nepředvídatelném prostředí (Rauw *et al.*, 2017).

Fyziologická reakce HPA osy a SAM systému uvádí do pohybu procesy v mozku, které mají vliv na to, jak se zvíře vyrovnává s probíhající situací. Proaktivní a reaktivní typy se liší ve fyziologické a neuroendokrinní odpovědi na stres (Koolhass *et al.*, 2011). U proaktivních jedinců je dominantnější vliv sympatiku a vyšší noradrenergická odpověď. U reaktivních je dominantnější vliv parasympatiku, vyšší adrenalkortikoidní aktivita a vyšší hladiny serotoninu. Na *copingu* se totiž podílejí i serotonergní a dopaminergní neurony (Amat *et al.*, 2005; Anisman & Zacharko, 1990; Bekris *et al.*, 2005; Hollon *et al.*, 2015; Porcelli *et al.*, 2012; Puglisi-Allegra & Andolina, 2015). Aktivita obou systémů reagují na pozitivní i negativní emoce (Boissy *et al.*, 2007). Emoce byly formovány evolucí tak, aby se staly přirozeným *reinforcerem* (procesem vnitřní zpětné vazby), který vede chování a zajišťuje přežití a úspěšnou reprodukci (Dawkins, 2000). Zvířata se učí vyhýbat situacím či stimulům, které jim způsobují negativní emoce a vyhledávají ty, které jim přinášejí emoce pozitivní (Désiré *et al.* 2002).

Vybírání si strategie *coping stylu* (viz obr. 7) je dobře patrné při diskriminačních testech, kdy si jedinec volí mezi využitím hipokampálního prostorového nebo striatálního *stimulus-response* učení. Naivní nestresované myši si v úloze *circular hole board* obecně vybíraly prostorovou strategii, ale po vystavení stresu si poté polovina z nich zvolila předem vyzkoušenou *stimulus-response* strategii. Tato volba jim umožnila zachovat si výkon (Schwabe *et al.*, 2010). Coping je optimalizován aktivací mineralkortikoidního receptoru (MR), který umožňuje stresem indukované přepnutí z kognitivní na zvykovou strategii.

Coping style je v laboratorních podmínkách studován zejména na potkanech (Cavigelli *et al.*, 2013). Sleduje se i u dalších druhů zvířat, jako jsou například pavouci *Dolomedes triton* (Johnson & Sih, 2005), mločici *Plethodon angusticlavius* (Crane *et al.*, 2012), svišti *Marmota marmota* (Costantini *et al.*, 2012) a sýkorky *Parus major* (Carere *et al.*, 2001). To, že má živočich naučenou variantu chování, která obvykle zafunguje, mu dává určitou kontrolu nad danou stresovou situací a snižuje hladinu stresových hormonů. Právě tato kontrola nad situací je tou hlavní proměnnou, která u zvířete určuje, jak silně stres vnímá (Huether, 1996; Mayer *et al.*, 2017).

Obrázek 7 Vybírání coping stylu



Během učení je vybírání coping stylu řízené signální kaskádou mineralokortikoidních receptorů, která aktivuje okruhy patřící k posuzování situace a vhodné strategie. Glukokortikoidní receptory tlumí buněčnou stresovou reakci a aktivují exekutivní funkce směřující k racionalizaci a kontextualizaci dané zkušenosti. Současně podporují behaviorální adaptaci a ukládání do paměti pro využití v dalších podobných událostech, během kterých poskytuje informace pro pozdější vybavení mediované mechanismy založenými na mineralokortikoidních receptorech, a cyklus se následně opakuje (Převzato a upraveno z de Kloet et al., (2019).

1.4.1 Coping strategie v praxi

Coping strategie jsou prvky chování, která si jedinec osvojil ve chvílích, kdy procházel stresem. Jedná se tedy o chování, která zvířeti pomáhají čelit stresující situaci. Tato zkušenost je individuální, a proto mají různí jedinci rozdílné *coping* strategie (Benus et al., 1991; Wechsler, 1995). Pokud chceme, aby se zvíře během tréninku cítilo lépe a nedocházelo u něj k silnějším stresovým projevům, je potřeba mu nabídnout fungující *coping* strategii, kterou si může samo zvolit – ne ji vyžadovat. Na oddělení tréninku zvířat v pražské zoologické zahradě má každé zvíře možnost volby pomoci tzv. default varianty chování (*default behavior*), která vychází z jeho predispozic a která představuje právě takovou *coping* strategii. Default variantou nazýváme chování, které je jednoduché, zvířeti se už dříve vyplatilo a je v tréninku nadále posilováno. To, že má jedinec možnost použít tuto variantu chování, která vede k odměně, mu dává nad situací kontrolu. Tato kontrola je pro zvíře velmi důležitá, neboť je tou hlavní proměnou, která pro zvíře subjektivně určuje, jak silně je stres vnímán. Pokud si zvíře vytvoří úspěšnou strategii proti mírnému / průměrnému stresu, je úspěch této strategie a možnost behaviorální kontroly nad situací samo o sobě odměňující a uspokojující. Jelikož se

jedná o zvykovou strategii chování, je zvíře schopno ji použít i při vyšších hladinách stresu (Harris *et al.*, 2020; Susta *et al.*, 2014).

Aplikujeme mechanismus, který platí u zvířat i u lidí na teoretické úrovni, a zároveň ze zkušenosti víme, že pokud se jím řídíme, tak platí i v praxi, například při tréninku v zoo, behaviorální terapii nebo výuce dětí s autismem (Harris *et al.*, 2020; Walsh, 2011). Na dalších tréninkových pracovištích nabízejí zvířatům také alternativní varianty chování, které mohou využít a usnadnit si tak komunikaci s trenérem. Jedná se například o metodu „*all-clear*“ – během tréninku detekce pachu mají psi variantu chování, kterou volí, když žádný pach nezaznamenají (Ramirez, 2015) nebo „*no-signal*“ - cvik, který používají delfini, pokud nechtějí provést ten, o který byli požádáni (Harris, 2020).

1.4.2 Coping style u domestikovaných zvířat

Jeden z nejznámějších experimentů, který prováděli Belyaev *et al.*, (1985), ukázal, že selekce na krotkost se váže s mnoha dalšími změnami ve fenotypu a chování (Hare *et al.*, 2012; Wilkins *et al.*, 2014). Divoké druhy vykazují větší sklony k aktivitě, exploraci a riskantnímu chování v porovnání s druhy domestikovanými (Ericsson & Jensen, 2016; Zipser *et al.*, 2014). Je možné, že nejdůležitější vliv, který domestikace na chování má, je ten, že snižuje sensitivitu vůči podnětům a zvyšuje schopnost adaptovat se na změny v prostředí (Price, 1999). Domestikace rozšiřuje okno pro socializaci, způsobuje relativně nezralou emoční odpověď na sociální hrozby, snižuje reaktivitu HPA osy a zvyšuje hranici pro *fight-flight* reakci a agresivitu (Larson & Fuller, 2014; Wilkins *et al.*, 2014; Zeder, 2012). Je hypoteticky možné, že ze selekce, kterou domestikace vytvořila, vycházejí jedinci s více reaktivním *coping* stylem (Agnvall *et al.*, 2015; Coppens *et al.*, 2010; Popova *et al.*, 1991a; Popova *et al.*, 1991b). Avšak proaktivní i reaktivní *coping* styl byl popsán u mnoha domácích druhů, zde ale může spíše odrážet škálu behaviorální exprese reaktivního *coping* stylu (Koolhaas *et al.*, 1999). Mezi tyto druhy patří například pstruh duhový (Øverli *et al.*, 2004), prase domácí (Bolhuis *et al.*, 2005), kuň domácí (Budzyńska, 2014), pes domácí (Horváth *et al.*, 2007) a další. Zvláštní je, že pro reaktivní *coping* style je charakteristická vysoká reaktivita HPA osy, kterou však u domestikovaných zvířat nenacházíme (Fallahsharoudi *et al.*, 2015; Kunzl & Sachser, 1999). Existují ale i výzkumy, které naznačují, že odpověď HPA osy může být nezávislá na behaviorálním *coping* stylu (Herborn *et al.*, 2011; Ferrari *et al.*, 2013; Frank *et al.*, 2006). V rámci studií zaměřených na lidi se ukázalo, že za tento rozdíl mohou zodpovídat různé proměnné v personalitě jedince (Koolhaas *et al.*, 1999; van Reenen *et al.*, 2005).

1.5 Psovití (*Canidae*)

Čeleď psovití (*Canidae*) obsahuje dvě vyhynulé podčeleďi *Hesperocyoninae* a *Borophaginae* a jednu žijící *Caninae* (Whitaker & Mumford, 2009). Psovití se vyvíjeli v severní Americe a vznik jejich druhů datujeme 40 milionů let před naším letopočtem (Wang & Tedford, 2008; Wang *et al.*, 2004). Rod *Canis* je obdařen adaptivním genetickým systémem, který je schopen v případě potřeby vytvářet velmi tvárný fenotyp (Björnerfeldt *et al.*, 2006). Tato vývojová plasticita musela být velmi významná ve chvíli, kdy se jedinci druhu *Canis* setkali s tehdejším člověkem. Moderní vlci, šakali a kojoti expandovali před 5–6 miliony lety, tedy v době, kdy žil i společný předek lidí a šimpanzů. Jedná se o velmi úspěšnou skupinu zvířat žijící v rodinné struktuře, která určuje jejich sociální chování (párování, rodičovskou péči, spolupráci) (Miklósi, 2014).

Druh *Canis familiaris* neboli pes domácí pochází z ekologicky specializované varianty vlka (Eizirik *et al.*, 2010; Lindblad-Toh *et al.*, 2005; Vilà *et al.*, 1997), přestože další zástupci rodu *Canis* (šakali, kojoti) mají nebo měli stejný potenciál stát se společníky člověka (Coppinger & Coppinger, 2001; Fan *et al.*, 2016). Archeologické a genetické důkazy nasvědčují, že se psi vyvinuli z vlků před 12–40 tisíci lety, tedy před vznikem moderního zemědělství (Bradshaw, 2012; Lindblad-Toh *et al.*, 2005). Od té doby se změnilo pouze 0,04 % psiho genomu (Wayne & Ostrander, 2007).

Historie domestikace psa je provázána s historií druhu *Homo sapiens sapiens* a jeho vývoje z lovce a sběrače v moderního člověka. Proces domestikace vlka nejspíš probíhal několikrát (Pollinger *et al.*, 2010), v různých časových dobách a na více místech Evropy a Asie (Germonpré *et al.*, 2009; Leonard *et al.*, 2002; Parker *et al.*, 2010; Pang *et al.*, 2009). V pozdějších dobách docházelo pravděpodobně k tomu, že psi doprovázeli člověka i při masových migracích, a z důvodu křížení různých psích populací a také z důvodu několika zpětných křížení s vlčími populacemi je těžké určit přesná místa původních domestikací (Bradshaw, 2012; Gray *et al.*, 2010; Ostrander *et al.*, 2017).

1.5.1 Pes domácí (*Canis lupus familiaris*)

Domestikace je proces, během kterého se zvířecí populace adaptují pomocí genetických změn na člověka a život v zajetí (Price, 1999). Člověkem vytvořené (antropogenní) prostředí je speciální nika, která se velmi liší od té přirozené, a to v mnoha parametrech, jako jsou například typ habitatu, dostupné zdroje potravy či možnosti reprodukce. Antropogenní prostředí má také velký vliv na změnu vzorců chování. Je to proces, který dal psům jiný

rozměr inteligence (Malmström *et al.*, 2008; Miklósi, 2014; Miklósi *et al.*, 1998). V dnešní době známe kolem 400 druhů psích plemen z celého světa, které mají chovateli dány jasné standardy týkající se barvy, tvaru, textury srsti, velikosti těla, tvaru ocasu a někdy i chování (Ostrander & Wayne, 2005; American Kennel Club; United Kingdom Kennel Club).

Fenotypová variace je úzce spjata s velikostí populace plemene. Uvnitř dané populace bývá nízká genetická variabilita, a to jak ve srovnání s původními předky zakladateli, tak vůči ferálním či semiferálním populacím psů, kde chov není úmyslně řízený člověkem (Freedman *et al.*, 2014). U většiny plemen šlechtění snižuje efektivní velikost populace, zvyšuje genetický drift mezi domestikovanými psy, zvyšuje rozdílnost mezi jednotlivými plemeny a současně snižuje genetickou diverzitu uvnitř plemene (Dreger *et al.*, 2016; Ostrander *et al.*, 2017; Parker *et al.*, 2004; Pollinger *et al.* 2010; Wayne & Ostrander, 2007).

Evoluce většiny plemen je však poměrně nedávným fenoménem majícím počátky ve viktoriánské době. Plemena dělíme do dvou velkých skupin: na starodávná plemena a moderní plemena, která zahrnují ovčácká plemena, mastify, moderní evropská plemena a horská plemena (Ostrander *et al.*, 2017). Do první skupiny starodávných plemen patří 9 plemen, která pocházejí z různých geografických oblastí a jsou geneticky nejpodobnější vlkům. Současně je možné, že právě tato plemena, díky autodomestikaci, vznikla vícekrát na různých místech. Jedná se o skupinu původem z Blízkého východu (afgánský chrt, saluka), Afriky (basenži), Asie (akita, chow chow, dingo, novoguinejský zpívající pes, šarpej) a o arktická plemena nedávno křížená s vlky (sibiřský husky, aljašský malamut) (Bradshaw, 2002; Ostrander *et al.*, 2017). Analýza chromozomu Y naznačuje, že africká plemena mohou být těmi nejstaršími a nejvíce se odlišujícími žijícími plemeny psů (Bannasch *et al.*, 2005). Většina moderních plemen, která zahrnují všechna evropská plemena, sdílejí jediného výlučného předka a mají nízkou fylogenetickou strukturu (Ostrander *et al.*, 2017). Za jejich fyzickou rozmanitost může jen malý počet genů (Cadieu *et al.*, 2009). Rozdíly mezi plemeny evropského původu jsou po 150 letech genetického oddělování tak drobné, že je lze sotva detekovat (Parker *et al.*, 2004).

Psí plemena, tak jak je známe, ale (1) vykazují různá chování, (2) mají rozdílné předpoklady pro role, které zastávají, a (3) projevují se u nich dispozice k chorobám či psychickým problémům, které jsou charakteristické pro dané plemeno (Moon-Fanelli, 2005). Víme, že kognitivní změny, které způsobila evoluce, by měly do značné míry vycházet ze změn genetických. Přestože široká veřejnost má svoji poměrně jasnou představu o povaze

konkrétních plemen, neexistuje jednoznačná shoda na tom, co přesně plemeno je, a naše porozumění jim je teprve v plenkách (Scott & Fuller, 2012).

Vzhled psa nemusí odpovídat jeho genetickému původu. Při testování zkušených psích pracovníků v určování správného plemene podle vzhledu uspěla jen jedna třetina zúčastněných (ověřeno DNA testy). V současné době je plemeno definováno svým vzhledem, ale historicky se determinovalo na základě své funkce (lov, obrana, společníci atd.).

Hledání rozdílů v inteligenci psích plemen má také stále spoustu metodologických problémů. Lidé řadí mezi nejchytřejší psy border kolie, německé ovčáky, retrievy a pudly. V testech se však nepodařilo najít zásadní rozdíly výjimkou jsou pracovní plemena (Dorey *et al.*, 2009; Hare *et al.*, 2010; Pongrácz *et al.*, 2005; Wobber *et al.*, 2009). Na plemena, u kterých byl tlak na mimořádně flexibilní komunikaci s člověkem (např. pracovní psi), působila ještě další vlna selekce. Proto jsou některá plemena v chápání lidských gest ještě o něco zdatnější než ostatní (Barrett *et al.*, 2010; Parker *et al.*, 2004).

Dle další teorie rozdíly v inteligenci mezi plemeny nejsou natolik dány jejich kognicí, ale velikostí a historií plemene. Například proto, že vyšší psi mají lepší zrak a větší zorné pole, což ve výsledku vede k tomu, že se jim více daří v orientačních úlohách (Helton, 2009; Helton & Helton, 2010). Experimenty nenachází zásadní rozdíly v chování mezi plemeny (Parker *et al.*, 2004; Pollinger *et al.* 2010). Doporučuje se tedy testovat buď velkou škálu různých plemen nebo třeba křížence (Bradshaw, 2012; Miklósi, 2014; Pollinger *et al.*, 2010).

1.5.1.1 Kognitivní schopnosti psa

Pro lidský druh je spontánní pochopení komunikačního záměru druhého člověka formou inteligence (Tomasello, 1999; Tomasello & Call, 2004; Tomasello *et al.*, 2005). Psům je toto pochopení stejně vlastní, a to jak vůči lidskému druhu, tak mezi sebou navzájem (Agnetta *et al.*, 2000; Feddersen-Petersen, 2007; Haug, 2008; Luescher & Reisner, 2008; Kuhne *et al.*, 2012). Pro psí schopnost komunikace s člověkem existují různé hypotézy (Hare & Woods, 2013):

- 1) Psi se to naučili životem v lidské rodině, podobně jako šimpanzi (expoziční hypotéza).
- 2) Psi mají pro porozumění lidským gestům velké predispozice, jelikož jsou to sociální masožravé šelmy závislé na chápání sociálních informací od ostatních (smečkový původ).
- 3) Během procesu domestikace se u psů vyvinulo chápání lidských komunikačních záměrů (psychologická konvergence).

Vysoká psí vnímavost vůči lidským gestům a jejich kognitivní schopnosti jsou podobné těm, které byly pozorovány u malých dětí (Hare *et al.*, 2002; Topál *et al.*, 2009). Psi, podobně jako děti, jsou velmi vnímaví směrem k naší pozornosti, posuzují naši vizuální perspektivu (Kaminski *et al.*, 2009; Téglás *et al.*, 2012) a vyvozují stejné závěry jako děti – proč daný člověk udělal, co udělal atp. (Hare & Tomasello, 2005). Přímý oční kontakt zvyšuje pravděpodobnost, že se pes bude řídit gestem člověka (Téglás *et al.*, 2012). Psi navazují oční kontakt s člověkem, pokud se potýkají se situací, která je pro ně děsivá, náročná či nevyřešitelná (Merola *et al.*, 2012; Miklósi *et al.*, 2003; Udell, 2015). Zajímavé je, že projev tohoto chování závisí na zkušenosti, kterou pes s tréninkem má, a to tím způsobem, že naivní psi hledají podporu u člověka mnohem častěji než ti trénovaní (Marshall-Pescini *et al.*, 2008; Marshall-Pescini *et al.*, 2016). Komunikace psa s majitelem je také ovlivněná pohlavím člověka. Psi, jejichž majitelem je muž, vytvářejí méně stresových signálů. Zatím však není jasné, jestli je to dáno menší stresovaností těchto psů nebo skutečností, že muži subtilnější signály na rozdíl od žen tolik nerozeznávají, a proto je nemusí mít jejich pes takovou tendenci komunikovat (Mariti *et al.*, 2012).

Interpretace psích signálů je obecně pro člověka mnohem těžší než v případech, kdy pes čte signály lidské. Možným vysvětlením může být interindividuální odlišnost psích komunikačních signálů, která je ještě navíc komplikována rozdíly ve vzhledu plemen (Mariti *et al.*, 2012; Schilder, 2004). Plemena jako Sibiřský husky či Německý ovčák využívají širokou škálu signálů. Oproti tomu pedomorfičtí psi, jako je třeba Kavalír King Charles španěl či Norfolk teriér, používají nejmenší množství signálů (Godwin *et al.*, 1997; Wickens, 1993). Zhoršená schopnost porozumění jemnějším psím signálům může být dána tendencí majitelů více se zaměřovat na výrazné pohyby psího těla a vokalizaci (Mariti *et al.*, 2012; Kerswell *et al.*, 2009).

Psi jsou schopni rozumět symbolické a kategoriální povaze lidských signálů (Kaminski *et al.*, 2009; McKinley & Young, 2003) a závěry si z toho činí diskriminačním procesem (Erdőhegyi *et al.*, 2007; Pilley & Reid, 2011). Dobře rozlišují mezi zvuky (Fukuzawa *et al.*, 2005; Molnár *et al.*, 2009) i pachy (Dorman *et al.*, 2017; Essler *et al.*, 2021; Grandjean *et al.*, 2020; Jezierski, 2016). Psi jsou také dobří v sociálním učení, neboť rychleji řeší problémy, když je před nimi vyřešil někdo jiný (Miller *et al.*, 2009), a jsou schopni naučit se napodobovat člověka (Fugazza & Miklósi, 2014; Kubinyi *et al.*, 2003; Topál *et al.*, 2006).

Psi mají kapacitu pracovní paměti v rozsahu několik minut (Tapp *et al.*, 2003) a je možné, že mají schopnost pro některé elementy epizodické paměti (Fugazza *et al.*, 2016; Lo & Roberts,

2019). Psi jsou schopni sebekontroly a zastavení svého chování (podobně jako lidé), za což odpovídají frontální regiony mozku. Interindividuální variabilita v kognitivních procesech je u psů velmi vysoká (Bray *et al.*, 2015; Cook *et al.*, 2016).

Psi umí rozlišovat výrazy lidského obličeje a s nimi spojené pozitivní a negativní emoce, a to nejlépe, pokud výraz patří stejnému pohlaví jako jejich majiteli (Joly-Mascheroni *et al.*, 2008; Nagasawa *et al.*, 2011) a reagují na rozpoznání mentální stav člověka (Merola *et al.*, 2012; Müller *et al.*, 2015; Range *et al.*, 2019; Sanford *et al.*, 2018; Turcsán *et al.*, 2015; van Bourg *et al.*, 2020). Možná, že i to je jeden z důvodů, proč se mezi lidmi a psy vytváří tak silné vztahové pouto (*attachment*). Kvalita tohoto vztahu se může lišit podle okolností, ale pokud je vztah bezpečný, je většinou dlouhodobý. Takový vztah je charakteristický tím, že jedinci mezi sebou vyhledávají blízkost a kontakt, věnují si pozornost a cítí se spolu bezpečně i v cizím prostředí (Gácsi *et al.*, 2001; Thielke & Udell, 2019; Topál *et al.*, 1998; Wanser *et al.*, 2019). Silný attachment má vliv i na další dimenze chování. Tito jedinci jsou více vytrvalí, odhodlaní a úspěšnější v různých úlohách, v novém prostředí vykazují větší explorační chování a méně známek stresu a neurotismu (Horn *et al.*, 2013; Schöberl *et al.*, 2016; Thielke & Udell, 2019).

Není překvapivé, že psi jsou lepší v úlohách, které odpovídají jejich biologickým predispozicím. Ukazuje se, že nácvik takovýchto chování je snazší a nevyžaduje tolik vnějšího reforcentu. Je možné, že trénink, který přirozeně respektuje motorické vzorce psa, funguje na vnitřní motivaci. Současně i zde platí pravidlo individuality, které říká, že co je pro jednoho odměnou, může být pro druhého trestem (Cobb *et al.*, 2021). Je stále evidentnější, že trénink psa pozitivním posilováním je efektivnější a etičtější cestou v porovnání s averzivními metodami (Alexander *et al.*, 2011; Cooper *et al.*, 2014; Guilherme *et al.*, 2017; Ziv, 2017; China *et al.*, 2020; Ziv, 2017).

1.5.1.2 Individuální rozdíly mezi psy

Jak již bylo několikrát zmíněno, psi se liší interindividuálně (Bray *et al.*, 2014; Sinn *et al.*, 2010). Podobně jako existuje známý psychologický dotazník pro studium osobnosti u lidí s názvem NEO-FFI (*Big five*), existuje i jeho obdoba u psů (nicméně zde vypovídají jejich majitelé) nebo psi podstupují různé typy úloh, designované pro studium jejich chování (Jones & Gosling, 2005):

- **Vzrušivost – stabilita.** Pes prozkoumává nové prostředí aktivně a opakovaně, vyhýbá se novým objektům a často je toto chování provázeno zježenou srstí, štěkáním.

Chování psa se při prozkoumávání nového prostředí výrazně nemění, přes před novými objekty neustupuje.

- **Bojácnost – sebejistota.** Chování, které doprovází bojácnost, je velmi podobné první kategorii, odvíjí se však od rozdílného emočního stavu; tento stav častěji doprovází oklepávání se a nepřibližování se k novému objektu.
- **Agresivita – přívětivost.** Kousání, vrčení, chňapání po ostatních psech/lidech; agresivita je často vyvolána strachem.
- **Přátelskost/družnost – nezájem o druhé.** Tato kategorie se často spojuje do jedné spolu s otevřeností–uzavřeností/ trénovatelností; patří sem přátelský zájem o lidi a jiné psy, spolupráce s člověkem, hravost, rychlé učení se v nových situacích.
- **Otevřenost – uzavřenost – nověji trénovatelnost.**

Mezi další možné patří:

- **Dominance – submisivita.** Pokud si pes chrání jídlo a jí jako první, šikanuje ostatní psy nebo odmítá odejít z místa majitele; submisivita pak znamená uhýbání před šikanujícími.
- **Aktivita.** Vlastnosti, které nejsou závislé na temperamentu.

Pokud se ale zaměříme na další osobnostní studie, v nich již provázanost mezi osobnostními rysy nenacházíme, dostaneme se k mnohem více osobnostním charakteristikám (až 13) (Canejo-Teixeira *et al.*, 2018).

Osobnostní testy, které se pro psy dělají, slouží zejména jako predikce toho, zda se zvíře hodí pro výcvik či pro nějakou pracovní roli (Piva *et al.*, 2008; Sinn *et al.*, 2010; Viau *et al.*, 2010). Často se využívají dotazníky, které zodpovídá majitel psa, protože je nejvíce seznámen s jeho osobností, chováním a denní rutinou (Wojciechowska & Hewson, 2005). Majitelé mohou však chování svého psa popisovat jako abnormální i přesto, že se jedná o chování, které je v psí populaci běžné a adaptivní (Blackwell *et al.*, 2010; Overall, 1997; Pirrone *et al.*, 2015).

1.5.1.3 Stres a coping strategie u psa

Nadšení a zvýšená pozornost jsou psychologické indikátory eustresu. Poznat ale hranice, kdy se jedinec již dostane do mírného či silnějšího stresu (*distress/overstress*), je mnohem složitější, jelikož tyto indikátory nejsou jasné a liší se mezi jedinci (McVicar, 2003). Méně zkušení psi mohou mít zhoršenou schopnost vyrovnávat se se stresem (Mariti *et al.*, 2012).

Fyziologické indikátory stresu

Téma vlivu stresových hormonů glukokortikoidů na učení při dosahování apetitivních cílů (Zorawski & Killcross, 2002; 2003) je velmi komplexní a zajímavé, ale naneštěstí dalece přesahující možnosti mé diplomové práce. Měření glukokortikoidů je ve stresovém kontextu velmi spolehlivé, ale jelikož sledování srdečního tepu je výhodnější z hlediska okamžité reakce na rychlé změny (podnět–reakce), budeme se dále věnovat jemu (Fallani *et al.*, 2007).

Měření tepové frekvence je široce přijímaný validní index stresu u mnoha obratlovců (Hopster *et al.*, 2002; Loijens *et al.*, 2002; Stewart *et al.*, 2002). Hladina stresu se u psa sleduje pomocí dat získaných z měření frekvence srdečního tepu (HR) a variability v srdeční frekvenci (HVR) (Beerda *et al.*, 1997, 1998; King *et al.*, 2003; Maros *et al.*, 2008; Ogburn *et al.*, 1998; Palestini *et al.*, 2005). Oba parametry se využívají při nepřímém zkoumání funkce autonomního nervového systému neboli ANS (Kautzner, 1995; von Borell *et al.*, 2007). Studie ukazují, že HR během stresu vzrůstá (Rieger *et al.*, 2013; Shapiro *et al.*, 2000) a HRV klesá (Shapiro *et al.*, 2000; Vriens, 2021). Odpověď autonomního systému se mezi jedinci liší a tyto rozdíly reflektují rozdílné emoční stavy (Appelhans & Luecken, 2006; Désiré *et al.*, 2004).

Variabilita v srdeční frekvenci (HRV) je výsledkem relativní rovnováhy autonomního vstupu do sinoatriálního nodu. HRV a níže počítané další hodnoty jako RMSSD a SDNN, jsou velmi dobrým indikátorem reakce autonomního nervového systému na stres (Bachmann *et al.*, 2003; Désiré *et al.*, 2004; Tiller *et al.*, 1996). Její vysoká hodnota je spojena s vlivem parasympatiku (Akselrod, 1995) a nízká bývá pozorována během emočně či fyzikálně stresujících událostí (Sgoifo *et al.*, 1999, 2001). Zvýšená HVR bývá pozorována v pozitivním kontextu u lidí, prasat i ovcí (Reefmann *et al.* 2009; Puppe *et al.*, 2012). Neinvazivní měření variability srdeční frekvence (HRV) bývá aplikováno u farmových a společenských druhů zvířat k pochopení vztahu mezi zapojením sympatiku/parasympatiku a emocemi (Boissy *et al.*, 2007; Desire *et al.*, 2004; Palestini *et al.*, 2005; Visser *et al.*, 2002).

Vyšší HR reflektuje stres a emoce (Bergamasco *et al.*, 2010) či reakci na negativní podnět (Agorastos *et al.*, 2011; Nijsen *et al.* 1998; Inagaki *et al.* 2004). Na základě tepové frekvence se psům přiřazují různé strategie, kterými se stresem vyrovnávají (Wojciechowska & Hewson, 2005). Z hlediska okamžité reakce na rychlé změny je také dobré zaměřit se na behaviorální pozorování, které je však více ovlivněno individuálními rozdíly (Rooney *et al.*, 2007).

Behaviorální indikátory stresu

Komunikační signály psů (vizuální, olfaktorické, akustické) jsou ovlivněny domestikací (Miklósi *et al.*, 2000; Wells, 2009). Rozdílní psi mohou mít různé reakce a coping strategie na stejný podnět či stimulaci. Navíc nemusí prezentovat své stresově závislé chování stejným způsobem z důvodu rozdílného temperamentu a personality (Hiby *et al.*, 2006; Jones & Gosling, 2005; Rooney *et al.*, 2007). Odlišné chování v reakci na stres může být dáno také věkem, plemenem či předchozí zkušeností (Hiby *et al.*, 2006; Horowitz, 2010). Některé práce ukazují, že feny vykazují oproti samcům více stresových signálů v prostorově omezených podmínkách (Beerda *et al.*, 1999; Hewson *et al.*, 2007). Jiné studie však tyto rozdíly nepodporují (Stephen & Ledger, 2006) a tento názor je obecně více přijímaný. Zdá se proto, že rozdíly v reakcích na stresové podněty nejsou závislé na věku či pohlaví psa (Hennessy *et al.*, 1997; Reimers *et al.*, 1984; Stephen & Ledger, 2006). Naopak velikost psa může být možným ovlivňujícím faktorem (Reimers *et al.*, 1984). Nejdůležitějším faktorem je však individuální variabilita (Hiby *et al.*, 2006). Obecně je ale aktivní submise nebo vyhýbavé chování nejhlavnější psí *coping* strategie (Kuhne *et al.*, 2009).

Literatura rozděluje psí behaviorální stresové signály do několika kategorií:

Appeasement gestures jsou komunikační signály, které slouží k předcházení či vyhnutí se konfliktu nebo k neutralizaci situace (Feddersen-Petersen, 2008; Kuhne *et al.*, 2012; Overall, 1997; Pastore *et al.*, 2011; Rooney *et al.*, 2007; Sanford *et al.*, 2018; Titulaer *et al.*, 2013). Můžeme je najít i pod termínem *calming signals* (Gazzano *et al.*, 2010; Mariti *et al.*, 2010; Mariti *et al.*, 2014; Rugaas, 2005). Většina z těchto signálů hraje hlavní roli v uklidňování konspicivního jedince (Mariti *et al.*, 2014) a je schopna snížit pravděpodobnost agresivního chování při setkání dvou jedinců (Gazzano *et al.*, 2010; Mariti *et al.*, 2010; Mariti *et al.*, 2014). Je komplikované bez měření emoční podstaty těchto signálů určit, zda se jedná o smířlivá gesta, či jsou spíše fyziologickou reakcí organismu na probíhající stres (Koolhaas *et al.*, 1999; Wosegien and Lamprecht, 1989). Tyto subtilnější signály ukazují na počáteční stavy emočního vzrušení a stresu (Kerswell *et al.*, 2009). Dnes však víme, že *appeasement gestures* jsou pozitivně korelovány se srdečním tepem (čím více těchto gest, tím větší je aktivita sympatiku a větší stres) a negativně korelovány s vlivem parasympatiku (RMSSD) a rovnováhou mezi parasympatikem/sympatikem (RMSSD/SDNN). Signály jako nadzvednutí přední packy, pohled směrem pryč, pohyb směrem pryč či olizování pysků jsou charakteristické motorickou aktivitou, která vede k posunutí srdečního tepu směrem k jeho zvýšení (Kuhne *et al.*, 2014; Porges, 1995). Obdobně ztuhnutí a couvání je negativně

korelováno s RMSSD a poměrem RMSSD/SDNN (Kuhne *et al.*, 2014). Snížení RMSSD hodnot reflektuje odstranění parasympatického vlivu na srdeční aktivitu, která je spojena s dominancí sympatiku na srdeční aktivitu a zvýšení srdečního tepu (Firnkes *et al.*, 2017; Hagen *et al.*, 2005; Kuhne *et al.*, 2014; Langbein *et al.*, 2006; von Borell *et al.*, 2007).

Frustrace, stress a emoční konflikt vedou ke stresově závislému chování – přeskokovému chování (*displacement behavior*) a přesměrovanému chování (*redirected behavior*) (Amsel, 1962; Dantzer *et al.*, 1980; Kennedy, 1985; Kuhne *et al.*, 2012a; Kupfer *et al.*, 2008; Paul *et al.*, 2005; Yoburn *et al.*, 1981). Čím větší je motivace k původnímu chování, tím intenzivnější může být behaviorální reakce, která jedinci pomáhá vyrovnat se s environmentálním či individuálním omezením, kvůli kterému nemohlo dojít k chování původnímu (Falk, 1971). *Redirected behavior* a *displacement behavior* je často spatřováno v situacích, kterou není zvíře schopno vyřešit jinou behaviorální strategií, která by vedla ke stejnému cíli (Kuhne *et al.*, 2012). *Redirected* a *displacement behavior* je normální chování, které probíhá v nepatřičném čase a kontextu (Maestripieri *et al.*, 1992; McFarland, 1966; Newberry *et al.*, 2007). Jedná se často o behaviorální vzorce (např. péče o tělo) bez relevance k dané situaci. U primátů se toto chování (drbání, *autogrooming*, zívání a *body shaking*) často vyskytuje ve stresových situacích či ve chvílích přímého sociálního kontaktu, společného krmení nebo během/po agonistických interakcích (Maestripieri *et al.*, 1992). *Displacement behavior* je korelováno negativně se všemi parametry autonomního nervového systému; vede ke snížení parasympatických a silnější dominanci sympatických větví HVR. Typicky toto reflektuje situaci, kdy pes zažívá průměrný stres (taktilní stimulace) a ihned po jeho skončení ze sebe shodí napětí (oklepání se, poškrábání se). Tato reakce může být mnohem jednoznačnější i než samotné chování pozorované během interakce (Kuhne *et al.*, 2012; Maestripieri *et al.*, 1992; Paul *et al.*, 2005).

2 CÍL DIPLOMOVÉ PRÁCE A DÍLČÍ VÝZKUMNÉ OTÁZKY

- 1) Porovnat míru stresu operantního tréninku s předem naučenou strategií (takzvanou „default variantou“) a bez této strategie a) zpracováním behaviorálních stresových projevů a b) kardiovaskulárním měřením.
- 2) Zjistit, zda souvisí operantní trénink s předem naučenou strategií (takzvanou „default variantou“) a bez této strategie s úspěšností tréninku.
- 3) Prozkoumat vztah mezi stresem prožívaným během různých metod tréninku a jeho možným ovlivněním personalitou jednotlivých psů, náladou majitele a dalšími proměnnými.

Výzkumná hypotéza 1 (HA1) Psi, kteří mají v tréninku k dispozici default variantu, vykazují menší množství stresových signálů, mají nižší srdeční frekvenci a vyšší variabilitu v srdeční frekvenci.

Výzkumná hypotéza 1 (HA1) U psů, kteří mají v tréninku k dispozici default variantu (tedy strategii chování zmírňující hladinu stresu), se ukazuje její pozitivní vztah s úspěšností učení.

3 MATERIÁL A METODIKA PRÁCE

V rámci projektu v této diplomové práci jsme studovali trénink psa z několika pohledů zároveň (typ tréninku; personalita psa; naladění majitele; behaviorální signály stresu; fyziologické parametry stresu).

3.1 Tréninkový protokol a odměňování

V navrženém experimentu jsme srovnávali dva typy tréninku – s default variantou a bez default varianty. Předpokládali jsme, že použití „default varianty“ povede ke snížení stresu a k lepší úspěšnosti během tréninku (viz Schéma experimentu).

Celý experiment probíhal vždy za přítomnosti majitele. Majitel se účastnil celého procesu, a kromě prvního a druhého tréninku mohl se psem volně interagovat. Abychom se vyhnuli ovlivňování psa jeho majitelem během prvního a druhého tréninku (efekt Clever Hans), dali jsme majiteli za úkol vyplnit dotazníky (PANAS, 4 otázky, CBARQ). Testovat psa je vhodné v přítomnosti jeho majitele, čímž se zvyšuje pravděpodobnost, že pes bude vykazovat běžné a pro něj typické chování navzdory zvláštní situaci – bude ve větším klidu a jistotě (Miklósi, 2014).

Testování probíhalo buď v domácnosti majitele, nebo v pro psa cizím prostředí, ve kterém si zvykal čtyřicet minut, než se účastnil prvního tréninku. Pro vyšší komfort psa probíhal trénink na nekluzkém povrchu (koberec) a vzdálenost byla vyměřena lepící páskou s vyznačenými body po padesáti centimetrech. Prostor v domácnost majitele byl upraven do podobného designu. Vliv prostředí byl v práci zohledněn. Pokud jsou psi v novém prostředí se svým majitelem, jsou v menším stresu, než pokud jsou v daném prostředí sami či s jinými společníky (Tuber *et al.*, 1996).

Trénink byl řízen apetitivní motivací, ale majitel nebyl dopředu nijak instruován, aby upravoval běžný stravovací režim psa. Potravní odměny byly dvojího druhu (Bremhorst *et al.*, 2018) – sušené maso (zvěřina) a měkké pečené pamlsky z formy Dogger (kozí přírodní sýr, vejíčka a bezlepková mouka). Potraviny byly nakoupeny na farmářských trzích, nasušené a upečené experimentátorem, aby byl ohlédán jejich původ a kvalita. Následně byly upraveny na malé kousky velikosti cca 0,5 x 0,5 cm. Majitel byl dopředu dotázán na potravní intolerance psa a použité odměny jím byly schváleny. Pro psy, kteří mají nesnášenlivost na některou z použitých potravin, byly (na doporučení majitele) vybrány vhodnější pamlsky (hmyzí, kachní), které byly následně upraveny do požadované velikosti. Pes byl odměňován

do misky položené na zemi vpravo od experimentátora. Po splnění úkolu se vždy vracel zpátky k majiteli do bezpečného místa a současně každý další pokus začínal ze stejné pozice. Vyhnuli jsme se tím odměňování z ruky experimentátora, které by mohlo být pro některé jedince nekomfortní. Pes měl po celou dobu přístup k pitné vodě.

Majitelé byli dopředu informováni o zaměření studie a souhlasili s nahráváním a následným použitím nahrávek (analýza tréninkových a behaviorálních dat).

Tréninkový protokol, kterého se psi účastnili, vychází ze zásad tréninku pozitivním posilováním (Pryor & Ramirez, 2014) a etické komunikace (Harris, 2017). Označuje se pouze úspěch psa – na neúspěch se reaguje třívteřinovou pauzou – tzv. LRS (Scarpuzzi *et al.*, 1999). Během experimentu nebyly použity žádné averzivní metody, ani donucovací prostředky. Psovi byl po celou dobu umožněn volný pohyb a v případě potřeby mohl dojít vykonat potřebu (v tréninkovém prostoru byla dostupná zahrada / v domácnosti majitele byla tato možnost nabídnuta). Omezení pohybu může u psů způsobovat reaktivitu nebo frustraci (Haug, 2008). Práce na vodítku i v případě terapeutických psů způsobuje vyšší výlev hormonu kortizolu (Glenk *et al.*, 2013).

3.2 Design experimentu

Design experimentu byl stanoven na základě výsledků pilotního testování, kterého se účastnilo deset psů (pět s majiteli a pět za spolupráce s útlkem Borovno) a po konzultacích s RNDr. Františkem Šustou, Ph.D., členem ABMA a držitelem největšího počtu ocenění ABMA Awards. RNDr. František Šusta pracoval jako trenér exotických zvířat a v poslední letech se věnuje převážně tréninku psů. Trénink prováděla diplomantka Markéta Lukavská, která pracuje šest let v Zoologické zahradě Praha jako Specialista tréninku zvířat a s tímto typem komunikace má zkušenosti u domácích i exotických druhů zvířat.

1. kolo (slouží psovi k seznámení se s prostorem, experimentátorem, Polar páskem, typem tréninku a experimentátorovi ke sběru bazálních dat – kardiovaskulárních a behaviorálních).

- Nasazení Polar pásku (5 minut navykání), volná explorace, seznámení se s pomůckami.
- Měření srdeční aktivity HRA (5 minut), KLID (5 minut).
- Test potravní preference.
- „Naklikávání“ (15x).
- Pretrénink (3 minuty).

- Test ověření reakce.

20 minut pauza (vysvětlení dotazníků majiteli)

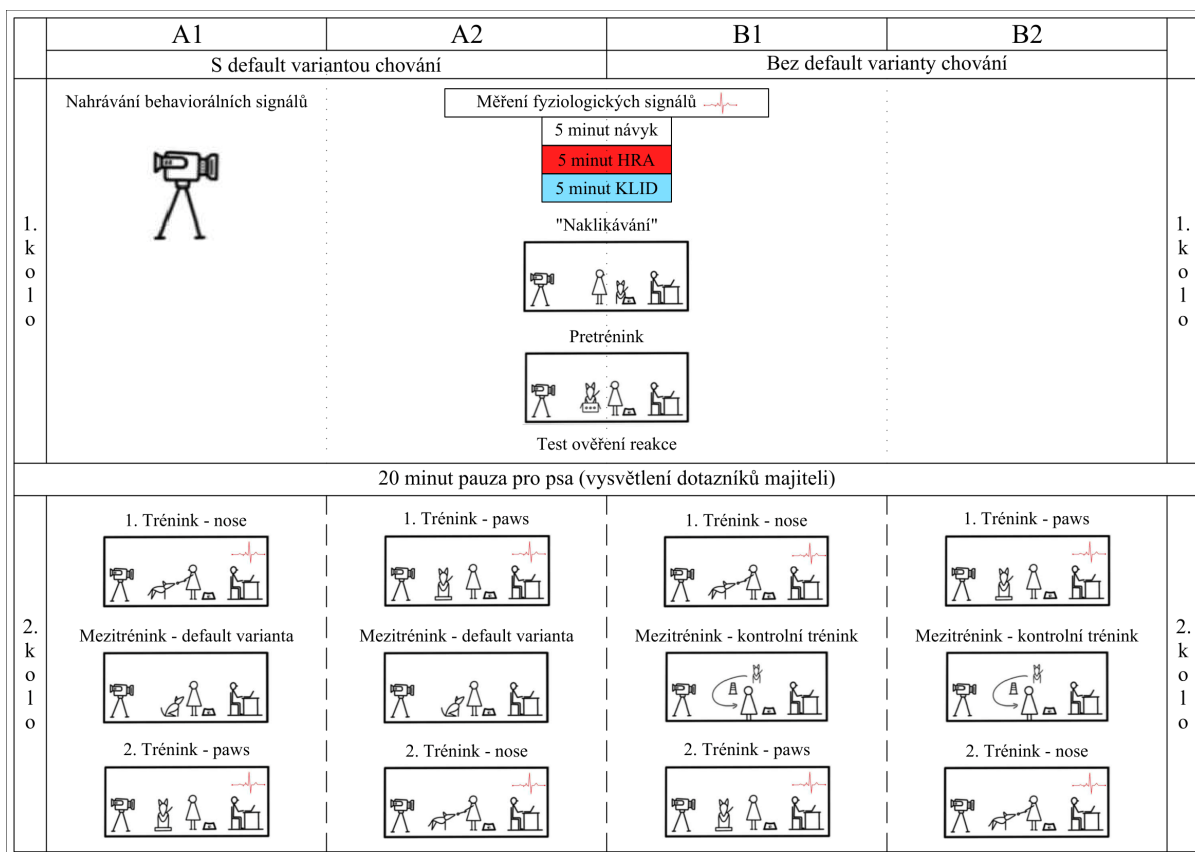
2. kolo (sbírání tréninkových dat)

- První trénink (5 minut) - nose touch (A1/B1), paws touch (A2/B2).
- Mezitrénink (2 minuty) – default varianta (A1/A2), kužel (B1/B2).
- Druhý trénink (5 minut) - nose touch (A2/B2), paws touch (A1/B1).

viz schéma experimentu:

3.3 Schéma experimentu

Obrázek 8 Schéma experimentu



3.4 Subjekty

Pro účast ve studii jsme vybrali psa domácího (*Canis lupus familiaris*), který je obecně přijímaným subjektem pro etologické výzkumy. Pes domácí je druhem, pro který se apetitivní podmiňování používá v širokém kontextu (Lindsay, 2000; Yin *et al.*, 2008). Jeho lidská rodina a okolí se obecně akceptuje jako jeho přirozené životní prostředí (Horowitz, 2014; Kaminski & Marshall-Pescini, 2014).

Naši studie se účastnilo 40 psů (13 samců, 27 samic) ve věku 1–9 let, rozdílné váhy a plemenné příslušnosti, bez předchozí zkušenosti s tréninkem pozitivním posilováním. Do skupin byli psi nejdříve vybíráni náhodně – vylosováním majitelem. Chtěli jsme se tím vyhnout ovlivňování výběru jednotlivých subjektů na základě zkušeností experimentátora. Z důvodu vyváženějšího rozdělení psů jsme však museli v průběhu projektu tuto strategii změnit a psy třídit dopředu. Zařazení do skupiny bylo předem určeno, a to na základě telefonátu s majitelem a doptání se na dva parametry – pohlaví a plemeno psa. Bohužel poslední dvě feny ze skupiny B1, které se měly projektu účastnit, nedorazily z důvodu nemoci majitele a jejich náhradníci byli dva samci. Zájemci se do studie přihlásili na základě dvou přednášek o tréninku pozitivním posilováním (provedena experimentátorem), kde byli vyzváni k účasti, nebo díky informacím z letáčku. Za účast získali majitelé vyhotovení osobnostního dotazníku svého psa (CBARQ) a etogram, který jim byl zaslán až po vyhodnocení dat. Předem byla nabídnuta možnost konzultace s trenérem, která by proběhla po sesbírání dat (některá sezení byla přibližně o hodinu delší, než vyžadoval experiment) a pomohla v širším kontextu porozumět majiteli i jeho psovi.

Tabulka 1 Seznam testovaných psů, zařazení do skupiny a jejich základní charakteristiky

Skupina	Jméno psa	Pohlaví	Plemeno	Věk (roky)	Váha (kg)	Kastrace	Útulek
A1	Cher	F	Barzoj	5	27	ano	ne
	Emilka	F	Labrador	3	28	ano	ne
	Haluška	F	X Labrador	7	24	ne	ne
	Kimi	F	Akita	7	37	ano	ne
	Poli	F	X	7	14	ano	ano

	Reina	F	X Západosibiřská lajka	5	22	ano	ano
	Beránek	M	Český strakatý pes	1	20	ne	ne
	Lancelot	M	Kavalír King Charles španěl	8	12	ne	ne
	Phoebe	F	Stafordšířský bulteriér	4	16	ne	ne
	Max	M	X	3	10	ne	ne
Skupina	Jméno psa	Pohlaví	Plemeno	Věk (roky)	Váha (kg)	Kastrace	Útulek
A2	Ferda	M	X	7	15	ano	ano
	Selly	F	X Šarpej / Pitbull	7	30	ano	ano
	Bretta	F	Český strakatý pes	3	16	ne	ne
	Dobby	M	Český strakatý pes	1	17	ne	ne
	Rita	F	X	5	23	ano	ano
	Ella	F	X Ovčák / Borderkolie	6	23	ano	ano
	Shelly	F	X Knírač / Teriér	2	18	ano	ano
	Inchu-chuna	M	Kavalír King Charles španěl	3	9	ne	ne
	Chelsea	F	Kavalír King Charles španěl	3	9	ne	ne
	Kora	F	X Německý ovčák	7	30	ano	ano
Skupina	Jméno psa	Pohlaví	Plemeno	Věk (roky)	Váha (kg)	Kastrace	Útulek
B1	Bella	F	Slovenský čuvač	4	40	ne	ne
	Jack	M	X Stafford	2	24	ne	ano
	Lumík	M	Český strakatý pes	1	17	ne	ne
	Debby	F	X Bernský salašnický pes	4	30	ano	ano
	Dara	F	Český strakatý pes	1	15	ne	ne
	Mafie	F	Jezevčík	3	8,5	ano	ne
	Aida	F	X Retrívř / Flatretrívř	5	32	ano	ne
	Tali	M	Kavalír King Charles španěl	3	8	ne	ne
	Bodie	M	Kavalír King Charles španěl	3	8	ne	ne
	Benji	M	Australský ovčák	1	23	ne	ne

Skupina	Jméno psa	Pohlaví	Plemeno	Věk (roky)	Váha (kg)	Kastrace	Útulek
B2	Čúzí	F	X Teriér	6	5,5	ano	ano
	Chati	M	X Západosibiřská lajka	6	24	ano	ano
	Happy	F	Český strakatý pes	1	12	ne	ne
	Bianca	F	Český strakatý pes	3	14	ne	ne
	Bublina	F	Český strakatý pes	1	10	ne	ne
	Shelby	F	X Borderkolie / Pitbull	4	25	ano	ne
	Enie	F	X Retriřr	8	25	ano	ne
	Amee	F	Hovawart	5	36	ano	ne
	Garibaldi	M	Kavalír King Charles španěl	6	9,5	ne	ne
	Lori	F	Kavalír King Charles španěl	2	8,4	ne	ne

Psi ve skupinách jsou seřazeni dle pořadí, ve kterém se projektu účastnili. Pohlaví je označeno F (samice) a M (samec). X – kříženec. Průměr věku skupin v rocích je A1=5; A2=4,4; B1=2,7; B2=4,2. Průměr tělesné váhy skupin je A1=21 kg; A2=19 kg; B1=20,55 kg; B2=16,94 kg. Dále je v tabulce údaj, zda byl pes kastrován: ano/ne. A jestli byl majitelem pořízen z útulku: ano/ne.

3.5 Tréninková metoda

Psi byli trénováni na základě asociativního učení – klasické a operantní podmiňování (Pryor & Ramirez, 2014). Klasické podmiňování znamená vytvoření asociace mezi dvěma stimuly. Původně neutrální stimul je spojen se stimulem, který je biologicky relevantní, například jídlo, voda apod. (Chance, 2013). Jako marker pro označení úspěchu a následného podání potravní odměny (nepodmíněný stimul) jsme použili klikr, dětskou hračku vydávající cvakvaý zvuk při zmáčknutí (podmíněný stimul). Neutrální stimul (klikr) se stal podmíněným a predikoval příchod stimulu nepodmíněného (potravní odměna) a tím jedince učil reakci – očekávání odměny již na stimul podmíněný. Rozdíl mezi využitím klikru, slovního marku či snahou o přesné doručení odměny sice nebyl prokázán (Dorey *et al.*, 2020; Chiandetti *et al.*, 2016), ale naše zkušenosti z tréninku jsou takové, že slovo nezní vždy stejně a může být zabarveno emocemi a pohyb ruky s jídlem může vytvářet různé časové zpoždění, a proto se klikr jeví jako nejspolehlivější signál díky své jasnosti a rychlosti. Zahájení a konec tréninku byl psovi označen připevněním/sundáním tréninkové kapsičky na pasu experimentátora.

První podstatná část tréninku pozitivním posilováním je zjistit, čím je pes motivován. Existuje velká škála těchto motivací, ale pro jednoduchost experimentu jsme použili potravní odměnu, která byla psovi nabídnuta během **testu potravní preference**. Pes dostal na výběr mezi různými pamlsky a ty, které mu chutnaly, byly použity v tréninku. Ověření toho, zda mají pořád pro psa hodnotu, proběhlo i mezi tréninky; pamlsky byly případně upraveny na ty žádoucí. Následně byl během procesu „**naklikávání**“ (viz obr. 9) spojen zvuk klikru s vybranou odměnou. Jednalo se o sérii 15 kliknutí, kdy byla do tří sekund odměna doručena psovi do misky. Do této misky, která se nacházela se ve směru k majiteli a po pravé ruce experimentátora, se odměňovalo po celou dobu tréninku. Pes měl možnost se v tomto utvrdit ještě během pretréninku. Přesto jsme zahrnuli i **test ověření reakce**, tj. zda si pes po zvuku klikru (v jiném kontextu) vytvoří reakci očekávající odměnu. Zda se jedná přímo o reakci na klikr, nebo na jakýkoliv zvuk, který experimentátor vydá, se zjišťovalo použitím dalšího zvukového signálu (píšťalky). Kontrolní zvuk byl použit v jiném kontextu a následně jsme očekávali reakci psa, ale jinou než apetitivní.

Obrázek 9 „Naklikávání“

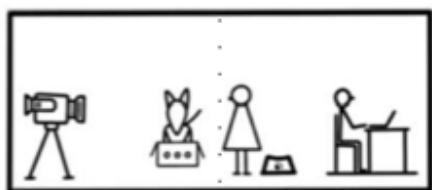


Shaping (tvarování) vychází z principů operantního učení, někdy nazývaného instrumentální učení. Jedinec dostává z prostředí zpětnou vazbu na své chování, která vede k nižší či vyšší pravděpodobnosti, že se toto chování bude znovu opakovat. Je řízeno motivací, která k danému chování vede a jejím naplněním či nenaplněním (Skinner, 1965). V tréninku se spojuje psem nabízená žádoucí reakce a podmíněný stimul, a to ve sledu: chování – klik – odměna. Pomocí malých krůčků se pes učí výslednému chování.

Neznalost tréninku pozitivním posilováním byla pro psy jedna z podmínek účasti v projektu. Přestože pes aktivně netrénuje touto metodou, neznamená to, že tento princip učení mu nemůže být vlastní. Majitel tuto metodu ve výchově může využívat, ačkoliv někdy nevědomky. Spíše předpokládáme, že tomu tak ve většině případů je, což může rovněž vytvářet rozdíly mezi psy. Přesto počítáme s tím, že v tomto procesu to pro psa je první zkušenost. Proto jsme zařadili **pretrénink**, kdy si pes vyzkoušel princip shapingu „poprvé“. Srovnání experimentálních tréninků tak nebylo rozdílem mezi první zkušeností s daným typem shapingu a druhou zkušeností. Během **pretréninku** (viz obr. 10) byla psovi nabídnuta

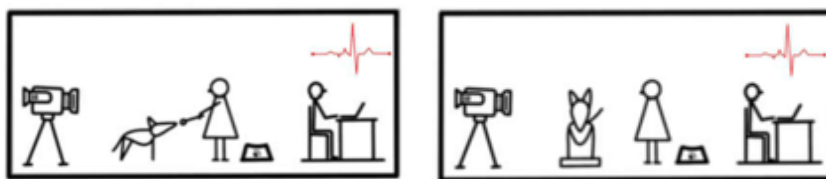
krabice a následně bylo odměňováno jakékoliv chování psa, které se jí týkalo (pohled, pohyb, dotek apod.). Použití krabice v prvním tréninku psa či jiných zvířat touto cestou je běžné (Pryor & Ramirez, 2014), jelikož se jedná o bezpečný předmět, který může být i poničen. Zvíře je odměňováno a na jeho adekvátní chování není nijak reagováno, což podporuje jeho kreativitu.

Obrázek 10 Pretrénink



Psi se učili dva různé cviky, jejichž pořadí záviselo na zařazení do skupin. **Nose touch** (dotek čumákem) a **paws touch** (dotek packami) byly cviky, které se pes učil v **prvním (1T)** nebo **druhém (2T) tréninku** (viz obr. 11) a mezi kterými se srovnávala úspěšnost. Tyto dva cviky byly vybrány z toho důvodu, že se jedná o jedny z nejzákladnějších cviků, které se zvířata učí. Na jejich základě poté můžeme psa učit i mnohem komplexnějšímu chování. Nose touch = dotek čumákem na target (kulička na tyčce). Paws touch = dotek packou na target (destička na zemi). Oba tyto cviky se psi učili ze stejné pozice až na vzdálenost 2 metry. Nejdříve byli psi shapingem podporováni k doteku packou/čumákem daného targetu a během jednoho sezení se tento proces učili na delší vzdálenost (2 metry). Pořadí těchto cviků se lišilo podle skupin – skupina 1 se je učila v pořadí nose/paws touch a skupina 2 v pořadí paws/nose touch. Pořadí bylo prohozené, abychom ověřili, zda není úspěšnost v tréninku ovlivněna pořadím cviků.

Obrázek 11 Trénink nose touch a paws touch



Psi ve skupině A se v **mezitřéninku** (mezi prvním a druhým tréninkem) (viz obr. 12) učili default variantu chování. Přesednutí je pro psa jednoduchým chováním, které je často automaticky nabízeno. Pes byl během tréninku default varianty odměňován za každé sednutí, které nabídl. Což probíhalo v rychlém sledu za sebou: Sednutí – klik – odměna – sednutí – klik – odměna. Pokud by pes sám od sebe chování nenabízel, byla možnost mu na začátku párkrát říct povel sedni a následně ho nechat chování nabízet samotného (všichni psi ve studii toto chování ovládali). Psi ve skupině A měli následně během druhého tréninku možnost toto

chování nabídnout a toto chování bylo následně odměněno. Coping strategie zahrnují chování, které si jedinec osvojil ve chvílích, kdy procházel stresem – jedná se o chování, které zvířeti pomáhá čelit stresující situaci. Rozdílní jedinci mají tedy rozdílné strategie (Benus *et al.*, 1991; Wechsler, 1995). Pokud chceme, aby si pes během tréninku cítil lépe, je potřeba mu nabídnout fungující coping strategii, kterou si může sám zvolit – ne ji vyžadovat. Proto je naše „default varianta chování“ designována tímto způsobem. **Mezitrénink** skupiny B byl začleněn, aby každá skupina prošla stejným počtem tréninků, ale narozdíl od tréninku default varianty nemohl pes tento cvik v druhém tréninku použít jako default variantu. To bylo

Obrázek 12 Mezitrénink



zajištěno použitím tréninkové pomůcky – kuželu. Odměňováno bylo jakékoliv chování, které pes s kuželem nabídl. Kužel však nebyl při druhém tréninku přítomen. Pes jej proto nemohl použít jako default variantu. Z principu – jako default variantu by mohl pes zkusit použít jakékoliv dříve odměňované chování. Proto veškeré cviky, které se učil (kromě default varianty), byly stréninkovou pomůckou, která nebyla při dalších trénincích přítomna. Jediné chování, které tedy mohl použít a vedlo k odměně (kromě učení cviku), bylo přisednutí (u psů ve skupině A). Toto chování bylo odměňováno stejně jako nabízené chování, které se učil. Veškeré pomůcky byly při příchodu psa a až do prvního tréninku přítomny v prostoru na zemi a byly poskytnuty k volné exploraci. Majitel byl vyzván, aby psa se všemi pomůckami seznámil a ukázal mu je (Graham & Clifton, 1966).

Úspěch psů byl hodnocen v kategoriích: (nejúspěšnější – nejméně úspěšný).

A – Naučení cviku do vzdálenosti 2 m, pokračuje trénink na vyšší úroveň.

B – Postupné naučení cviku do vzdálenosti 1–2 m.

C – Postupné naučení cviku do vzdálenosti 0–1 m.

D – Cvik postupuje, ale od určitého momentu se vrací na začátek a začíná znovu 1–2 m.

E – Cvik postupuje, ale od určitého momentu se vrací na začátek a začíná znovu 0–1 m.

F – Pes nabízí vědomý dotek.

G – Zájem o trénink, nabízení chování, nedojde k vědomému doteku.

H – Pes příliš nenabízí chování, před cvikem spíše uhýbá.

Sledovali jsme počet úspěšných pokusů (počet kliknutí). Počet úspěšných pokusů během *shapingu* reflektuje snahu psa nabídnout chování, které vede k provedení cviku, jenž jej učíme. U psů v kategorii A jsme také zaznamenávali rychlost (vteřiny), za kterou se cvik naučili.

I přes velikou snahu o standardizování celé tréninkové procedury a využití jednoho zkušeného trenéra s vlastním přístupem, určitá flexibilita v tréninku stále zůstává. Přírozené tendence psa a jeho chování řídí tréninkový proces, na který se musí v aktuálním čase adekvátně reagovat – tento projekt se snaží reflektovat reálné situace tréninku zvířat.

Sledovány kategorie A–H

3.6 Dotazníky

V naší studii jsme použili několik dotazníků: personalitní dotazník **CBARQ** (Canine Behavioral Assessment and Research Questionnaire), **PANAS** (Positive and Negative Affect Schedule) a vypisující **Doplňující otázky**. Naším záměrem bylo sledovat, jak personalita psů ovlivňuje tréninkové výsledky a využívání default varianty. Dopředu jsme totiž předpokládali, že default varianta bude užitečná více pro psy některých charakteristik a pro jiné nebude tolik potřeba. Zvířata využívají jak aktivní (proactive), tak pasivní (reactive) coping strategie: snaží se buď aktivně zbavit zdroje stresu či od něj utéci, nebo spíš, než že by podmínky prostředí měnila, tak je akceptují a sníží svoji aktivitu (Benus, 1991). Z důvodu náročnosti a vzájemného ovlivňování testů jsme museli odstoupit od myšlenky projít se psem některý z dostupných behaviorálních testů a vybrali jsme komfortnější dotazníkovou metodu. Jsme si však vědomi této limitace – a tedy, že místo zkoumání výsledků s personalitou psa, srovnáváme výsledky spíše s názorem jeho majitele (Harris, 2017) na personalitu svého psa (Munch *et al.*, 2019).

CBARQ (Canine Behavioral Assessment and Research Questionnaire) poskytuje standardizované vyhodnocení psiho temperamentu a chování – je dostupný pro veterináře, behaviorální konzultanty, výzkumníky, ošetřovatele, chovatele a pracovníky psích organizací. Byl vytvořen výzkumníky z pensylvánské univerzity (Center for the Interaction of Animals and Society) a byl široce testovaný na veliké škále psů rozdílných plemen. Sestává se ze 100 otázek s odpověďmi na pěti bodové škále, které se zabývají různými způsoby, kterými psi typicky reagují na běžné události, situace a různé stimuly v jejich

prostředí. Předkládá třináct dimenzí psí personality (*Stranger-directed aggression; Owner-directed aggression; Dog-directed aggression; Familiar dog aggression; Trainability; Chasing; Stranger-directed fear; Separation-related problems; Touch sensitivity; Excitability; Attachment/attention-seeking; Energy*). Jedná se o validovaný dotazník, který je ve výzkumu široce využíván (Arvelius et al., 2014; Brady et al., 2018; Canejo-Teixeira et al., 2018; Hsu & Serpell, 2003; Iska et al., 2017; Lensen et al., 2019; Svartberg, 2005; Wiener & Haskell, 2016).

Dále jsme použili psychologický dotazník **PANAS** (Watson et al., 1988) pro získání informací o náladě majitele. Dotazník byl vyvinut k posouzení vnímání situace (pozitivní (P) a negativní doména (N)) a využívá se i ve výzkumu psů (Savalli et al., 2019). Jedná se o deset položek (nálad), které jsou hodnoceny na pětibodové škále. Majitel byl instruován, aby začal tímto dotazníkem (z důvodu možného ovlivnění nálady následujícími dotazníky). Zajímalo nás, jak je výkon psa ovlivněn rozpoložením majitele, protože v praxi k tomuto dochází (při řešení behaviorálních problémů psa). Opodstatnění pro tento krok nacházíme i v literatuře, jelikož sociální zvířata sdílejí emoce, vzájemně si zrcadlí emoční stav či stupeň rozrušení (Buchanan et al., 2012; De Waal, 2008). Člověk a pes, patřící mezi sociální druhy zvířat, si mezi sebou vytvořili unikátní vztah – sdílejí spolu prostředí i každodenní život. Proto nás nepřekvapí, že u nich nacházíme sdílený emoční stav (Buttner et al., 2015; Sundman et al., 2019; Sümegi et al., 2014; Yong & Ruffman, 2014). S ohledem na tento jev jsme se v doplňujících otázkách doptávali na změny, které proběhly ve společné domácnosti či životě alespoň jednoho (pes/člověk) v uplynulých 21 dnech (s dodatkem o připsání možných dalších stresujících událostí v jejich životě). V doplňujících otázkách měl dále možnost napsat více informací ohledně své nálady.

V doplňujících otázkách jsme zjišťovali zdravotní stav psa, jeho denní režim a zkušenost s jakýmkoliv typem tréninku. Tyto informace nám sloužily k širšímu náhledu na získaná data.

Experimentátor během pauzy (20 minut) prošel s majitelem všechny dotazníky a vysvětlil mu způsob vyplňování. Dotazníky se vyplňovaly od prvního tréninku dále, čímž jsme upoutali pozornost majitele a vyhnuli se přímému ovlivňování psa (Diverio et al., 2017; Lind et al., 2017). Majitel se mohl doptávat na případné nejasnosti v pauzách mezi tréninky. Dotazník CBARQ byl následně zadán na <https://vetapps.vet.upenn.edu/cbarq/>, kde jsme zakoupili výzkumný účet a získali vyhodnocení vložených dat. Získaná osobnostní data jsou vztažena k celkové otestované populaci a je možné vidět, jak se psi v naší studii umístili. Program ukazuje, jak daleko je pes ve zkoumaných kategoriích vzdálen od běžných hodnot a

doporučuje brát zřetel na tyto odchylky na škále (mírné vážné – závažné). Veškerá získaná data (CBARQ, PANAS, Doplňující otázky) byla přepsána do tabulky pro snazší orientaci.

CBARQ: trainability, excitability, activity, non-social fear.

Panas: negativní doména (N).

Další proměnné: věk, váha, pohlaví, útulek.

3.7 Etogram

Celý proces setkání se psem a jeho majitelem byl nahráván na dvě kamery. Jedna zajišťovala pohled na celou tréninkovou plochu, druhá byla umístěna na hlavě experimentátora a byla zapínána jen během tréninku. Tato kamera umožňovala lepší záběr na psí obličej – některé ze psích komunikačních signálů jsou subtilnější povahy a mířené přímo na experimentátora (Bräuer *et al.*, 2017). Tato kamera má menší paměť i baterii a je potřeba, aby byla mezi tréninky napájena a kontrolován stav jejího zaplnění, není tedy možné, aby nahrávala po celou dobu setkání. Z videonahrávek byl následně zpracován etogram každého psa. Nesledovaly se pouze behaviorální signály během tréninku, ale vše od začátku experimentu. Díky tomu jsme získali repertoár chování psa v daném prostředí. K těmto bazálním hodnotám jsme mohli následně vztáhnout behaviorální signály probíhající během tréninku. Experimentátor prošel kurzy na porozumění psím komunikačním signálům, naučnou literaturu a tímto tématem se zabývá několik let – má se psí komunikaci zkušenost a umí signály rozeznat. Přímě před zpracováním etogramu z nasbíraných dat prošel informace (text, foto, videa) z webu ethogramdogbehaviour.com. Behaviorální odpověď psa v tréninku jsme dle literatury rozdělili na kategorie: „appeasement gestures“ (konejšivé signály), „displacement and redirected behavior“ (přeskokové a přesměrované chování) a „other stress signals“ (další stresové signály) (viz tabulka v Příloha 1), „previously learned behavior“ a default varianta. Konkrétní prvky chování jsou uvedeny v Příloze 1. Lip licking“ jedno z „appeasement gestures“ se zaznamenávalo po vyzvání psa k chování (ukázání targetu), abychom se vyhnuli možné potravní reakci (olíznutí při očekávání odměny po kliknutí, olíznutí po snědení odměny).

Podle typu interakce se může lišit vyjádření vzrušení. V kontextu interakce mezi psem a člověkem nemusí pes stresové závislé chování vykazovat, i když fyziologicky ve stresu je (Kuhne *et al.*, 2012). V takovém kontextu může vykazovat předem úspěšnou a následně zděděnou behaviorální strategii chování, v etogramu jako Previously learned behavior. Pokud si jedinec vyvine úspěšnou strategii vůči mírnému/střednímu stresu (default variantu), může

být úspěch této strategie a behaviorální kontrola nad situací samoodměňující a uspokojující. Je při ní znát vliv parasympatiku na HVR (Kuhne *et al.*, 2014). Počet *appeasement gestures* je spojen s vyšší emoční reaktivitou, ale pes je jako projev aktivní submise často používá v situacích, jež pro něj nejsou tak závažné (Firnkes *et al.*, 2017). *Displacement behavior* je viděno často po vzrušivé situaci, kdy pomáhá odstranit přebytečné napětí (Kuhne *et al.*, 2014).

appeasement gestures; displacement and redirected behavior; other stress signals.

3.8 Kardiovaskulární měření

V naší studii jsme neinvazivně měřili fyziologické parametry psa – srdeční frekvenci a variabilitu v srdeční frekvenci. Ke kardiovaskulární měření v reálném čase byl použit přístroj Polar V800, který slouží jako nepřímý marker hladiny katecholaminů a je běžně v této praxi používaný (Beerda *et al.*, 1997; Jonckheer-Sheehy *et al.*, 2012; Kuhne *et al.*, 2014; Maros *et al.*, 2008). Polar je jednoduše použitelná alternativa ke konvenčním EKG přístrojům, které jsou drahé a designované převážně pro laboratoře (von Borell *et al.*, 2007). Polar obsahuje měřicí pásek se dvěma elektrodami (na výběr jsme měli dvě velikosti, aby přístroj psovi dobře seděl). Pásek se nasazuje na hrudník psa a ke zvýšení kontaktu mezi elektrodami a kůží se používá sonogel. Pro větší komfort psa byl jeho majitel požádán, aby zkušebně nasadil pásek na hrudník psa. Majitel byl dopředu instruován, že část s elektrodami patří na levou stranu hrudníku psa. Experimentátor následně nasazení zkontroloval, případně požádal o úpravu. Během následujícího pětiminutového měření byla zjištěna kvalita přenosu, pásek byl upraven, případně byla přidána vrstva sonogelu. Údaje z pásku se bezdrátově a automaticky přenášejí do hodinek. Tyto hodinky byly nasazeny na ruce experimentátora, protože krátká vzdálenost mezi ním a psem přenos umožňovala. Pes je tedy nemusel mít na sobě jako v případě jiných studií (Kuhne *et al.*, 2014). Experimentátor mohl díky tomu během interakcí kontrolovat pravidelnost záznamu. Sonogel nevysychá a díky tomu jeho správná vrstva umožnila měřit psa po celou dobu. Pásek byl psovi sundán až po skončení experimentu. Bohužel ani přes pravidelnou kontrolu pásku jsme signál v druhém tréninku ve dvou případech ztratili. A ani po všech různých úpravách jsme nebyli schopni zachytit srdeční aktivitu psa s hustou podsadou (akita).

Pes si nejdříve pět minut zvyká na nošení přístroje. Pro získání bazálních hodnot byli psi měřeni ještě v dalších dvou situacích – během hry s majitelem a během odpočinku, ke kterým byli vyzváni. Tyto situace však byly rozdílné a závisely na přirozenosti psa. Získaná data

odpovídají srdeční aktivitě, která byla vázaná na prostředí a celou situaci, ve které se pes nacházel. Hra s majitelem – někteří psi byli v této interakci velmi hraví a aktivní. Někteří však neměli o hru zájem (běžné chování psa), a proto byli alespoň vyzváni, aby se s majitelem pohybovali v tréninkovém prostoru. Klid – nechtěli jsme psa nutit ležet pod povel – mohlo by to být kontraproduktivní, jelikož taková situace, pokud není psem svobodně vyhledána, může být vnímána spíše jako omezení pohybu (stres). Klidové hodnoty psa jsme měřili tak, že jsme si s majitelem sedli a probírali průběh experimentu a dotazníky. Pes si v této situaci často sám lehl, ale někteří jedinci tento čas využili pro klidnou exploraci okolí, či sezení v kontaktní vzdálenosti s majitelem. Následně se srdeční aktivita měřila během pretréninku, prvního tréninku, mezitréninku a druhého tréninku. Ideální doba pro správné měření parametrů je pět minut. Konzultace ohledně kvality dat a jejich zpracování proběhla s veterinářem zaměřeným na kardiologii a s odborníky z České zemědělské univerzity v Praze.

Data byla z přístroje nahrána do aplikace Polar, kde byla poprvé vizuálně zkontrolována. Následně byla stažena, roztríděna a pojmenována – v ten samý den, jelikož se od sebe data dají odlišit jen podle pečlivých časových záznamů. Stažená data byla následně zpracovávána pomocí programu Kubios (free verze), která neobsahuje možnost automatického zbavení dat možných šumů – tuto práci musel vizuálně vykonat experimentátor. Pro lepší kvalitu naměřených parametrů bych však doporučovala zpracovávat data v placené verzi programu.

V naší studii jsme neinvazivně měřili fyziologické parametry psa – **frekvenci srdečního tepu** (Heart Rate – HR) a **variabilitu v srdeční frekvenci** (Heart Rate Variability – HRV) (Beerda et al., 1997, 1998; King *et al.*, 2003; Maros et al., 2008; Ogburn et al., 1998; Palestini et al., 2005). Oba parametry se využívají při nepřímém zkoumání funkce autonomního nervového systému (ANS) (Kautzner et al., 1995; von Borell *et al.*, 2007). Odpověď autonomního systému se mezi jedinci liší a tyto rozdíly jsou reflektovány rozdílnými emočními stavy (Désiré *et al.*, 2004).

Mezi další sledované parametry patří: charakteristiky variability srdeční frekvence – výpočet směrodatné odchylky mezi N–N intervaly (**SDNN**, ms; NN intervals); druhá mocnina součtu čtverců rozdílu N–N intervalů (**RMSSD**, ms); průměr NN intervalů (**Mean RR**, ms), dále v textu označována jako mHRV; charakteristiky tepové frekvence: průměrný počet úderů srdce za minutu (**Mean HR**, bpm).

RMSSD je široce přijímán jako spolehlivý marker vagálně řízené variace srdeční aktivity. Hodnota RMSSD je ovlivněna předčasnými síňovými stahy s dlouhými kompenzačními pauzami a je nezávislá na průměrné HR. Ukazuje na schopnost organismu být uvolněný a v klidu. Čím vyšší hodnota RMSSD, tím je větší vliv parasympatiku – klid (Camm *et al.* 1996). **SDNN** je spíše marker kombinace aktivity sympatiku a parasympatiku v srdci. Hodnota SDNN je ovlivněna jednotlivými extrasystolami nebo postupnými změnami frekvence (Borell *et al.* 2007). Snížení SDNN a RMSSD bylo v některých studiích vázané na stres, kdy současně vzrostla HR (Gacsi *et al.*, 2013; Mohr *et al.*, 2002). RMSSD/SDNN ratio reflektuje rovnováhu mezi oběma částmi ANS (Langbein *et al.* 2004).

mHRV, RMSSD, SDNN.

3.9 Analýza dat

V diplomové práci jsem nasbírala několik datasetů, které se vztahují k tréninku psů, stresovým reakcím a chování při tréninku i mimo něj. Všechna nasbíraná data mohou přímo či nepřímo ovlivňovat úspěšnost v tréninku, figuruje zde však mnoho proměnných a pro zjednodušení struktury dat je třeba analyzovat nejprve každý z datasetů zvlášť a následně pomocí mnohorozměrných metod vybrat vhodné proměnné pro další, společnou analýzu.

Nejprve jsme proto analyzovali každý dataset odděleně, abychom z něj vybrali proměnné, které nejlépe vypovídají o variabilitě v datech a mohou tak být kandidátními proměnnými pro společnou analýzu. V prvním kroku jsme se zaměřili na změny tepu a chování mezi jednotlivými fázemi experimentu. Pro tyto analýzy jsme využili Wilcoxonův párový test a Spearmanovu neparametrickou korelaci. V dalším kroku jsme použili mnohorozměrné analýzy (konkrétně faktorovou analýzu) pro zjednodušení struktury dat a vytipování kandidátních proměnných. Pro finální společnou analýzu jsme spočítali zobecněné lineární modely. Všechny analýzy byly provedeny v programech R (verze 3.6.1; R-Project) a Statistica (verze 9.1; StatSoft Inc., 2010).

5 VÝSLEDKY

5.1 Kardiovaskulární měření

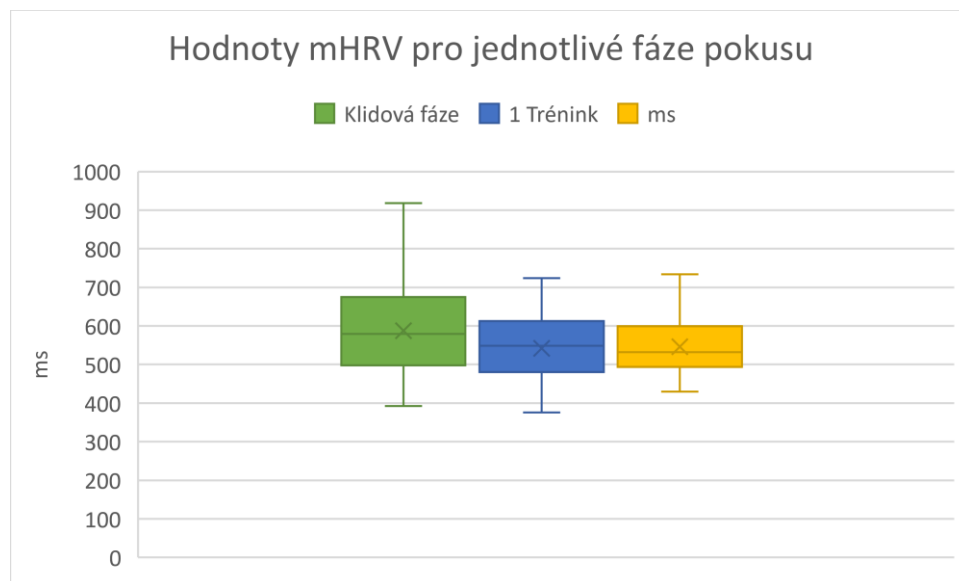
Nejdříve jsme odstranili odlehlé a extrémní hodnoty (hodnoty větší nebo rovné 1.5krát interkvartilovému rozdílu). Tyto hodnoty byly odstraněny, protože byly nejspíše způsobeny chybným nasazením či měřením Polaru a mohly by ovlivnit výsledky dalších analýz.

Následně jsme udělali exploraci dat, spočítali deskriptivní charakteristiky (viz Tab.2, Tab.3, Tab.4) a vynesli si data graficky (viz Graf 1, Graf 2, Graf 3).

Tabulka 2 Hodnoty variability tepové frekvence (mHRV) pro jednotlivé fáze pokusu

Fáze pokusu	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
Klid	587,20	392,00	918,00	134,14
1 Trénink	541,61	375,89	723,48	93,23
2 Trénink	546,35	429,72	734,00	72,69

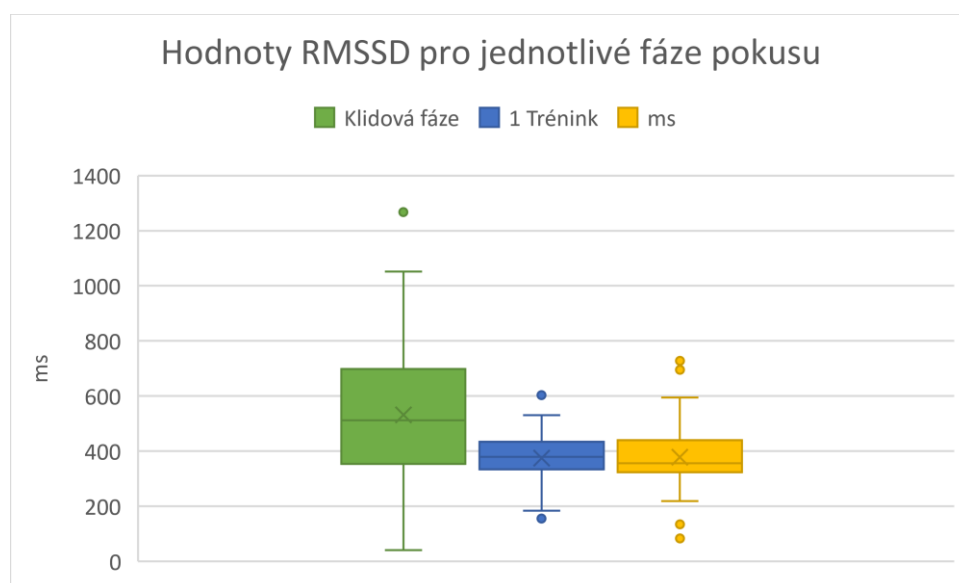
Graf 1 Hodnoty mHRV pro jednotlivé fáze pokusu



Tabulka 3 Hodnoty RMSSD pro jednotlivé fáze pokusu

Fáze pokusu	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
Klidová fáze	531,68	41,18	1267,90	266,62
1 Trénink	374,26	155,66	602,80	103,78
2 Trénink	378,24	83,40	728,04	167,69

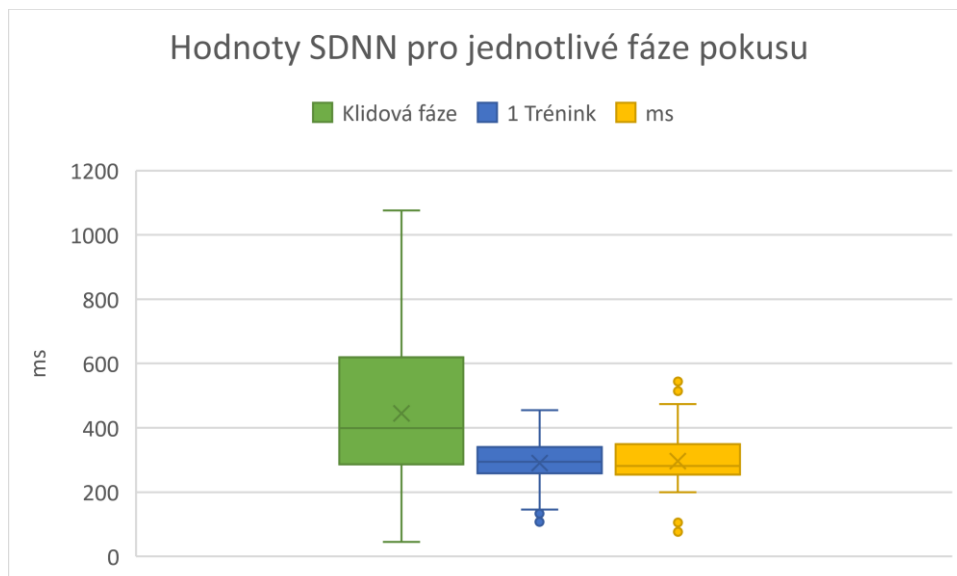
Graf 2 Hodnoty RMSSD pro jednotlivé fáze pokusu



Tabulka 4 Hodnoty SDNN pro jednotlivé fáze pokusu

Fáze pokusu	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
Klidová fáze	444,57	45,38	1076,10	233,96
1 Trénink	290,57	107,34	454,72	81,89
2 Trénink	296,57	76,28	550,04	114,63

Graf 3 Hodnoty SDNN pro jednotlivé fáze pokusu



Všechny měřené parametry tepové variability (mHRV, RMSSD, SDNN) byly v klidové fázi nejvyšší. Při prvním tréninku došlo u všech parametrů k poměrně dramatickému poklesu. Ve druhém tréninku došlo k nepatrnému zvýšení průměrné hodnoty parametrů, avšak u parametrů RMSSD a SDNN směrodatná odchylka naměřených hodnot vzrostla.

Pro stanovení změny tepu mezi jednotlivými stadii pokusu (klidovým stavem a prvním tréninkem, prvním tréninkem a druhým tréninkem) jsme provedli Wilcoxonův párový test.

Klid – první trénink (analyzováno pro všechny skupiny dohromady).

HRV se signifikantně snížilo ($Z = 2,162$, $p = 0,031$), RMSSD se signifikantně snížilo ($Z = 2,936$, $p = 0,003$), SDNN se také signifikantně snížilo ($Z = 3,172$, $p = 0,002$).

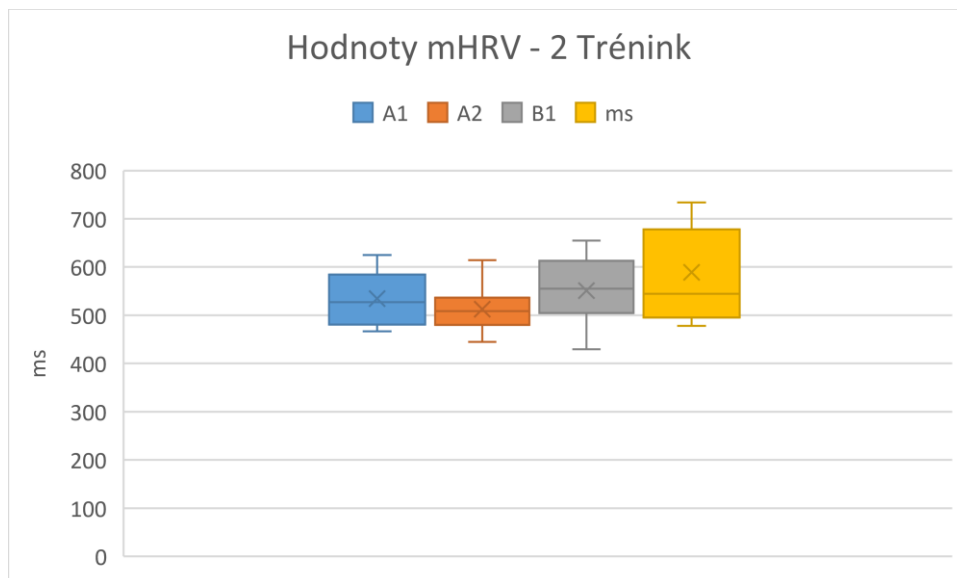
První trénink – druhý trénink

Tato analýza byla počítána pro každou skupinu zvlášť, jelikož se lišila možnost využití default varianty, tudíž by mohl být rozdílný vliv stresu. Nenašli jsme ale signifikantní změnu u žádné skupiny, a to pro žádný z parametrů mHRV, RMSSD, ani SDNN (Tab. 5; Graf 4; Graf 5; Graf 6).

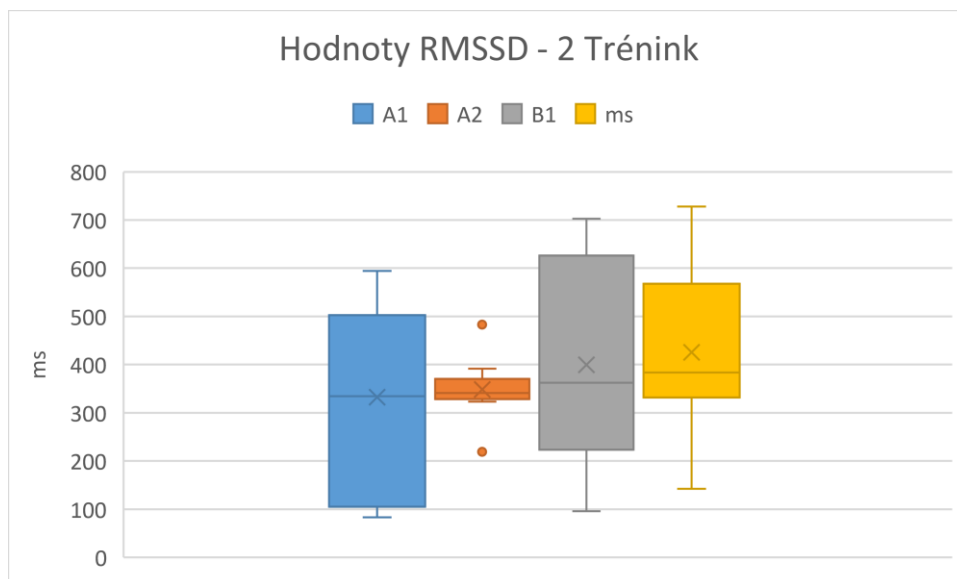
Tabulka 5 Hodnoty tepové variability mezi skupinami (první – druhý trénink)

Proměnná	Z	p-hodnota
Skupina A1		
mHRV	0,420	0,674
RMSSD	0,105	0,917
SDNN	0,105	0,917
Skupina A2		
mHRV	0,561	0,575
RMSSD	0,561	0,575
SDNN	0,663	0,508
Skupina B1		
mHRV	1,578	0,114
RMSSD	1,153	0,249
SDNN	1,153	0,249
Skupina B2		
mHRV	1,125	0,260
RMSSD	0,770	0,442
SDNN	0,140	0,889

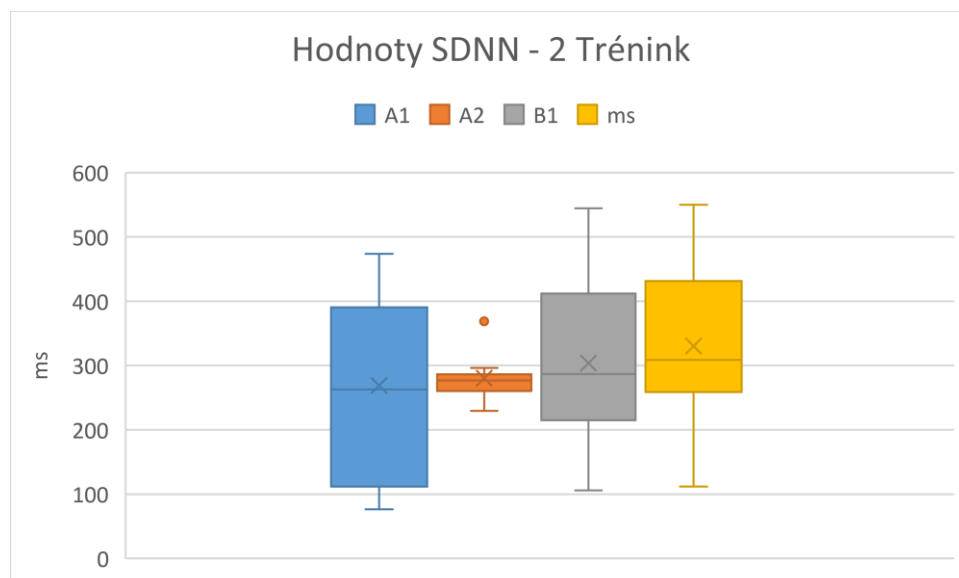
Graf 4 Hodnoty mHRV mezi skupinami ve druhém tréninku



Graf 5 Hodnoty RMSSD mezi skupinami ve druhém tréninku



Graf 6 Hodnoty SDNN mezi skupinami ve druhém tréninku



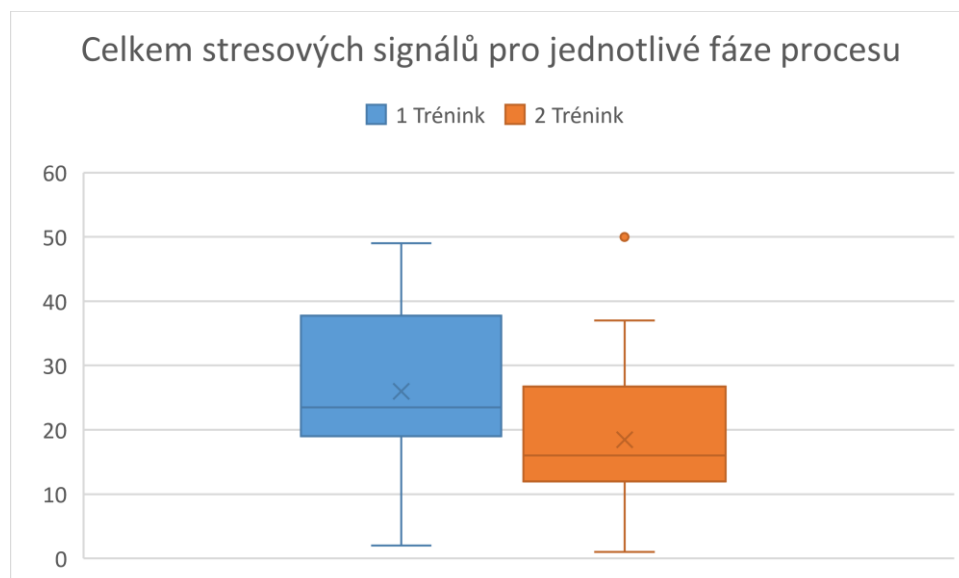
5.2 Etogram

Nejdříve jsme udělali exploraci dat, spočítali deskriptivní charakteristiky (Tab. 6, Tab. 7, Tab. 8, Tab. 9) a vynesli si data graficky (Graf 7; Graf 8; Graf 9; Graf 10):

Tabulka 6 Hodnoty všech stresových prvků pro jednotlivé fáze pokusu

Všechny stresové signály	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
1 Trénink	25,98	2,00	49,00	12,06
2 Trénink	18,45	1,00	51,00	12,04

Graf 7 Hodnoty všech stresových prvků pro jednotlivé fáze pokusu

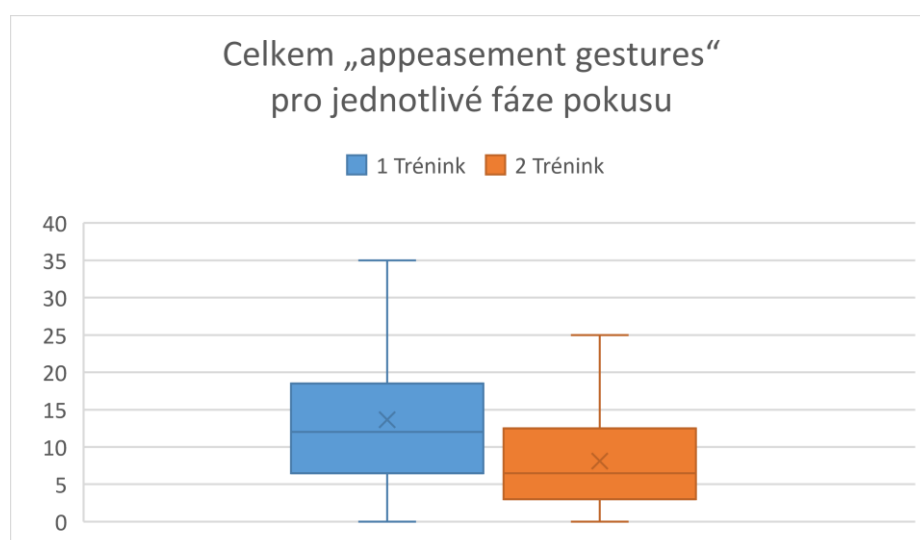


U všech skupin dohromady došlo ke snížení počtu stresových signálů.

Tabulka 7 Hodnoty všech „appeasement gestures“ pro jednotlivé fáze pokusu

Appeasement gestures	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
1 Trénink	13,65	0,00	35,00	8,82
2 Trénink	8,13	0,00	25,00	6,58

Graf 8 Hodnoty všech „appeasement gestures“ pro jednotlivé fáze pokusu

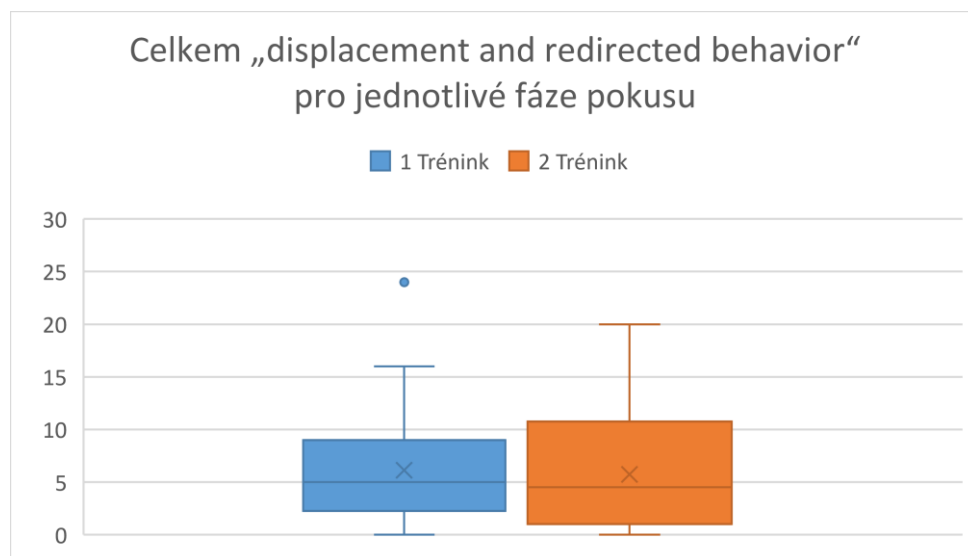


U všech skupin dohromady došlo ke snížení počtu „apeasement gestures“.

Tabulka 8 Hodnoty „displacement and redirected behavior“ pro jednotlivé fáze pokusu

Displacement and redirected behavior	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
1 Trénink	6,13	0,00	24,00	5,12
2 Trénink	5,73	0,00	20,00	4,88

Graf 9 Hodnoty všech „displacement and redirected behavior“ pro jednotlivé fáze pokusu

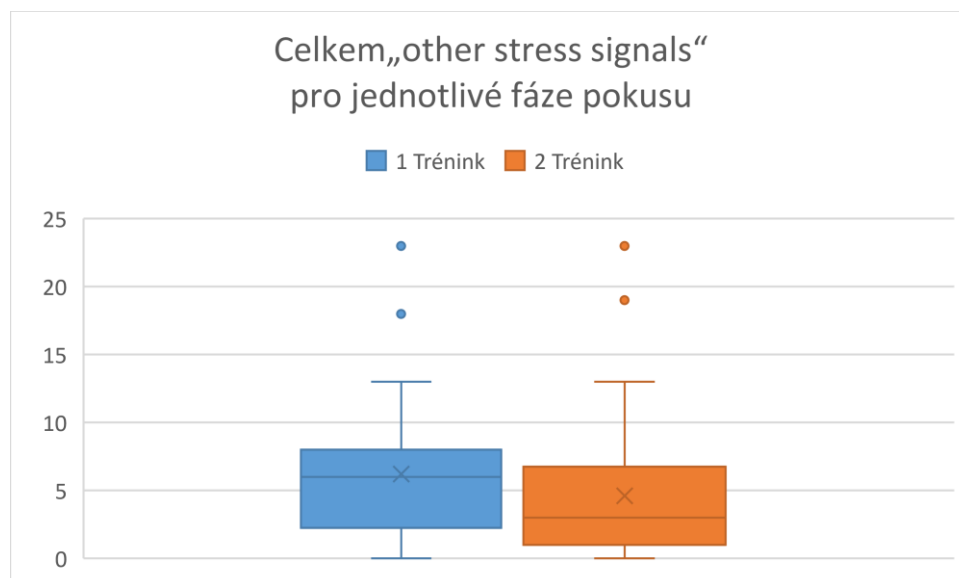


U všech skupin dohromady nedošlo ke snížení u „displacement and redirected behavior“.

Tabulka 9 Hodnoty všech „other stress signals“ pro jednotlivé fáze pokusu

Other stress signals	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
1 Trénink	6,20	0,00	23,00	5,21
2 Trénink	4,60	0,00	23,00	5,07

Graf 10 Hodnoty všech „other stress signals“ pro jednotlivé fáze pokusu



U všech skupin dohromady došlo ke snížení u „other stress signals“.

Pro stanovení změny počtu zaznamenaného stresového chování mezi prvním tréninkem a druhým tréninkem jsme provedli Wilcoxonův párový test.

Stresové signály první trénink – druhý trénink

Obecně lze říci, že počet stresových signálů se mezi prvním a druhým tréninkem snížil. Po rozdělení na jednotlivé kategorie stresového chování („apeasement gestures“, „displacement and redirected behavior“, „other stress signals“) se situace poněkud zkomplikovala, protože v různých skupinách došlo k poklesu v jiných kategoriích (viz Tab. 10) a znázornili graficky (Graf 11, Graf 12, Graf 13 a Graf 14). Grafické znázornění prvního tréninku naleznete v Příloze 2.

Tabulka 10 Stresové signály první trénink – druhý trénink

Proměnná	Z	p-hodnota
Skupina A1		
Celkem stresových signálů	2,803	0,050
Appeasement gestures	2,803	0,005
Displacement/redirected b.	0,490	0,624
Other stress signals	2,310	0,021
Skupina A2		
Celkem stresových signálů	2,803	0,005
Appeasement gestures	2,666	0,008
Displacement/redirected b.	2,380	0,017
Other stress signals	2,028	0,043
Skupina B1		
Celkem stresových signálů	0,362	0,919
Appeasement gestures	2,701	0,007
Displacement/redirected b.	1,681	0,093
Other stress signals	1,244	0,214
Skupina B2		
Celkem stresových signálů	0,102	0,173
Appeasement gestures	0, 153	0,878
Displacement/redirected b.	2,310	0,021
Other stress signals	1,470	0,141

Skupina A1

Došlo ke snížení počtu stresových signálů, snížení počtu apacement gestures a dalších stresových signálů. U redirected gestures ke snížení nedošlo.

Skupina A2:

Došlo ke snížení počtu stresových signálů, snížení počtu apacement gestures, redirected gestures i dalších stresových signálů.

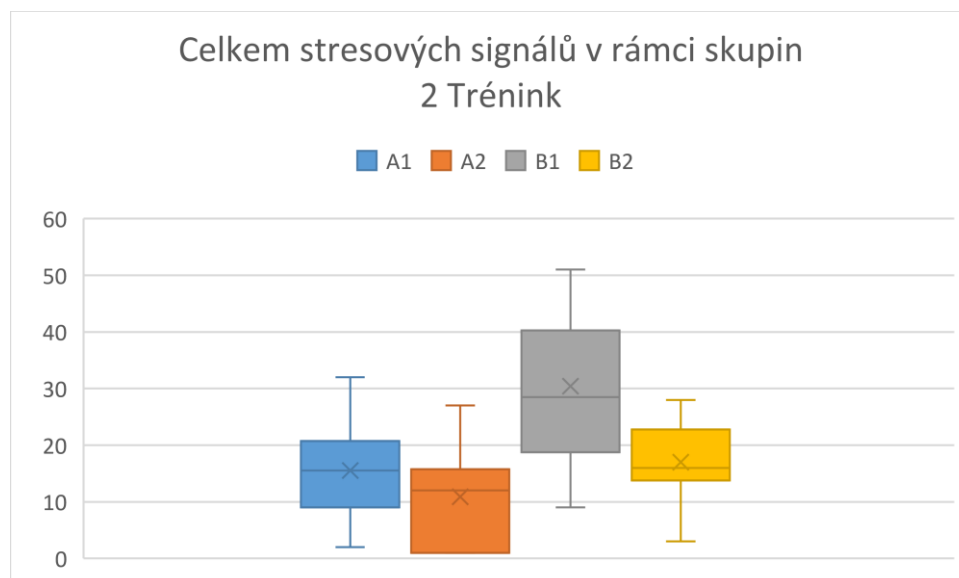
Skupina B1

Nedošlo ke snížení počtu stresových signálů, redirected gestures a dalších stresových signálů. Ke snížení počtu prvků došlo jen u apacement gestures.

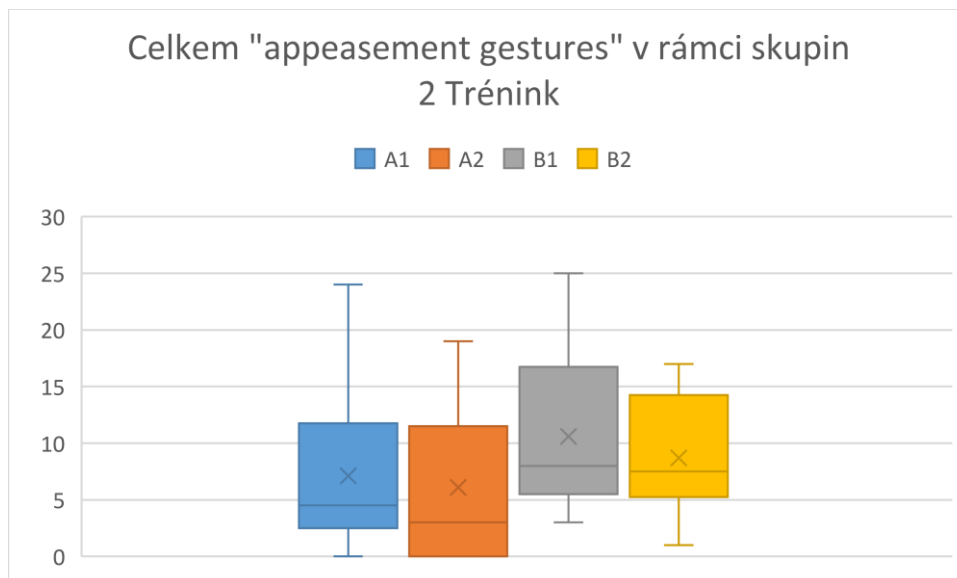
Skupina B2

Nedošlo ke snížení počtu stresových signálů, apacement gestures, a dalších stresových signálů. Ke snížení počtu prvků došlo jen u redirected gestures.

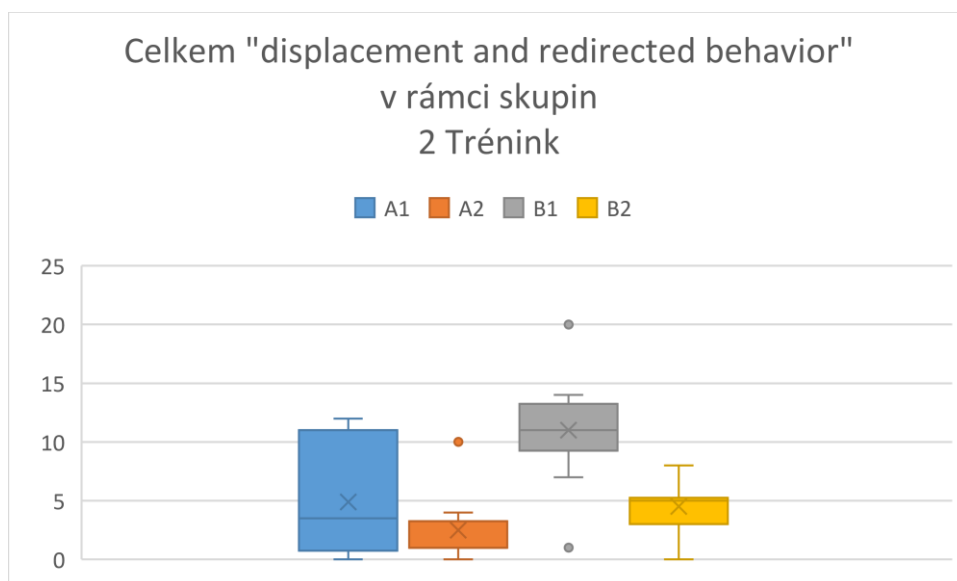
Graf 11 Celkem stresových signálů v druhém tréninku mezi skupinami



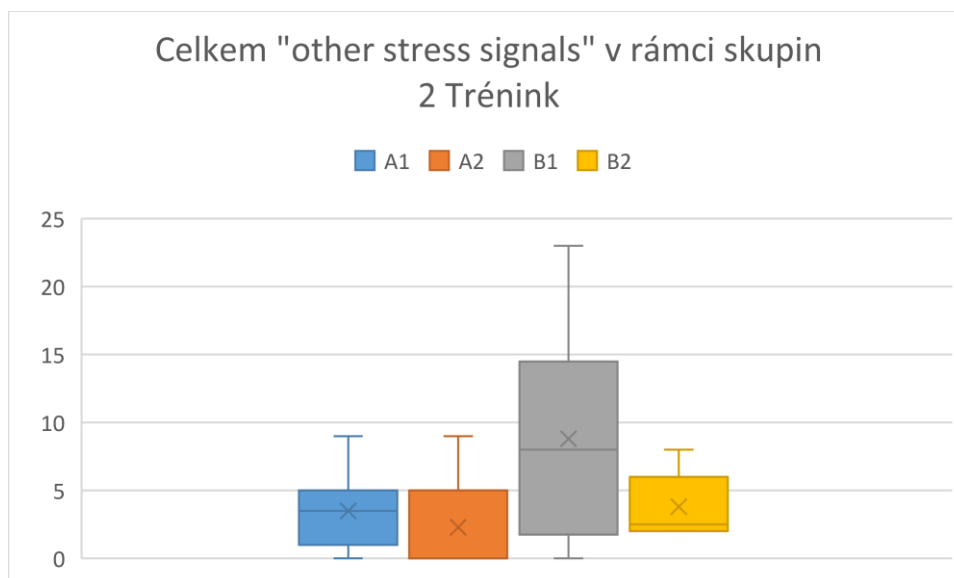
Graf 12 Celkem „appeasement gestures“ v druhém tréninku mezi skupinami



Graf 13 Celkem „displacement and redirected behavior“ ve druhém tréninku mezi skupinami



Graf 14 Celkem „other stress signals“ v druhém tréninku mezi skupinami



V dalších analýzách jsme propojili jednotlivé datasety, abychom se na data mohli dívat komplexněji a mohli se tak zjistit celkový obraz o chování testovaných jedinců.

5.3 Personalita – etogram

Další otázkou bylo, zda personalita psa ovlivňuje počet behaviorálních stresových signálů.

Personalitní dotazníky byly přepsány a automaticky vyhodnoceny na stránkách <https://vetapps.vet.upenn.edu/cbarq/>. Z vyhodnoceného dotazníku jsme vybrali data pro tyto kategorie personality: *trainability*, *excitability*, *energy*, *non-social fear*.

Vyhodnocením personalitního dotazníku jsme dostali „factor loadings“ neboli pozici jedinců na konkrétních personalitních osách. Data z jednotlivých os mají velmi rozdílné rozdělení, od normálního a velmi blízkého normálnímu, až po velmi šikmé, které nelze normalizovat žádnou z běžně používaných transformací (odmocnina, logaritmus). Pro korelační analýzu jsme tedy použili neparametrický Spearmanův korelační koeficient.

Tabulka 11 Proměnné personality vůči počtu stresových signálů během tréninků

Proměnná personality	Celkem stresových prvků_T1	Celkem stresových prvků_T2
Trainability	($r = -0,056$, $p = 0,733$)	($r = 0,087$, $p = 0,594$)
Excitability	($r = 0,021$, $p = 0,897$)	($r = -0,077$, $p = 0,594$)
Energy	($r = -0,286$, $p = 0,074$)	($r = -0,317$, $p = 0,046$)
Non-social fear	($r = 0,005$, $p = 0,977$)	($r = 0,014$, $p = 0,932$)

Vysvětlivky: T1 – první trénink; T2 – druhý trénink

Korelace personalitních charakteristik jedinců se stresovým chováním (vyjádřeným celkovým počtem zaznamenaných stresových prvků) odhalila jednu hraničně signifikantní korelaci.

5.4 Etogram – kardiovaskulární měření

Stresové signály – tep a etogram

Pro odhalení vnitřní struktury proměnných, které se pojí se stresem, jsme provedli faktorovou analýzu (metoda extrakce: Principal components, rotace: Varimax normalized, MD deletion: mean substitution). Pro tuto analýzu jsme použili tepové signály (mHRV, RMSSD, SDNN) a behaviorální signály stresu z etogramu („appeasement gestures“; „displacement and redirected behavior“; „other stress signals“). Proměnné z etogramu (behaviorální signály stresu) byly pro dosažení normálního rozdělení transformovány pomocí odmocniny. Při výběru počtu faktorů jsme se řídili hodnotou eigenvalue (>1) (Tab.13, Tab. 15)

První trénink

V prvním tréninku jsme identifikovali 3 faktory, které dohromady vysvětlí 70,7% variability v datech (Tab. 12).

Tabulka 12 Charakteristiky faktorů z první faktorové analýzy

Faktor	Eigenvalue	% Vysvětlení variability
1	1,827	30,457
2	1,274	21,235
3	1,139	18,979

Tabulka 13 Struktura první faktorové analýzy – parametry z prvního tréninku

Parametry prvního tréninku	1.faktor	2.faktor	3.faktor
1T_mHRV	0,220	0,715	0,011
1T_RMSSD	0,927	0,058	0,078
1T_SDNN	0,930	-0,068	-0,122
1T_appeasement gestures	-0,211	0,672	0,018
1T_displacement and redirected	0,057	-0,303	-0,786
1T_other stress signals	-0,026	0,438	-0,726

První faktor vysvětluje 30,5 % variability v datech a sytí ho proměnné RMSSD a SDNN. Druhý faktor vysvětluje 21,2 % variability v datech a sytí ho proměnná HRV (těsně pod 0,7 sem spadá i proměnná *appeasement gestures*). Třetí faktor vysvětluje 19% variability v datech a sytí ho proměnné *displacement a redirected behaviour* a *other stress signals*.

Druhý trénink

Ve druhém tréninku jsme identifikovali 2 faktory, které dohromady vysvětlí 61,3 % v datech (Tab. 14).

Tabulka 14 Charakteristiky faktorů z druhé faktorové analýzy

Faktor	Eigenvalue	% Vysvětlení variability
1	2,042	34,025
2	1,639	27,314

Tabulka 15 Struktura první faktorové analýzy – parametry z druhého tréninku

Parametry druhého tréninku	1.faktor	2.faktor
2T_mHRV	0,455	0,276
2T_RMSSD	0,957	-0,101
2T_SDNN	0,957	-0,057
2T_appeasement gestures	0,031	0,787
2T_displacement and redirected	0,037	0,473
2T_other stress signals	-0,033	0,841

První faktor vysvětluje 34 % variability v datech a sytí ho proměnné RMSSD a SDNN. Druhý faktor vysvětluje 27,3 % variability v datech a sytí ho proměnné appeasementt gestures a other stress signals.

5.5 Lineární modely

V poslední fázi analýzy dat jsme spočítali zobecněné lineární modely popisující vztah prožívaného stresu, úspěšnosti dosažené v tréninku, zařazení do testované skupiny a další parametry.

Proměnné popisující prožívaný stres testovaných jedinců byly vybrány na základě výsledků faktorové analýzy. Jednalo se jak o tepové charakteristiky (RMSSD, SDNN, mHRV), tak o behaviorální projevy stresu („appeasement gestures“; „displacement and redirected behavior“; „other stress signals“). Dále jsme testovali vliv vybraných kategoriálních proměnných (zařazení do skupiny, věk, pohlaví, předchozí zkušenost s životem v útulku) a kontinuálních proměnných (negativní naladění majitele a personalitu psa – *trainability*, *excitability*, *energy*, *non-social fear*). Úspěšnost, které psi v tréninku dosáhli, jsme vyjádřili zařazením do kategorie A–H (nejúspěšnější – nejméně úspěšný, viz metodika).

U všech modelů bylo vizuálně kontrolováno splnění předpokladů a variabilita vysvětlená testovanými proměnnými. Proměnné pro finální modely byly vybírány na základě signifikance (parametry, které neměly v modelu signifikantní vliv, byly z následujících výpočtů vyřazeny) a metody parsimonie, konkrétně podle hodnoty Akaikeho informačního kritéria (AIC).

Z výsledků lineárních modelů vyplynulo, že věk, váha, zkušenost se životem v útulku, negativní naladění majitele, personalita psa, hodnota mHRV ani „appeasement gestures“ nemají vliv na stres prožívaný během tréninku.

Stres prožívaný v prvním tréninku (vyjádřený hodnotou RMSSD) závisí na interakci dvou proměnných – úspěšnosti v tréninku a skupině.

Tabulka 16 Shrnutí výsledného lineárního modelu pro první trénink

	Koeficient	SE	t hodnota	p-hodnota
<i>Intercept</i>	391,578	58,020	6,749	3,02x10⁻⁷
Úspěšnost v 1T	-6,953	10,672	0,652	0,5202
Skupina A2	-87,695	77,026	-1,139	0,2649
Skupina B1	156,295	90,882	1,720	0,0969
Skupina B2	-131,660	87,310	-1,508	0,1432
Úspěšnost: A2	21,124	15,825	1,335	0,1931
Úspěšnost: B1	-23,509	17,866	-1,316	0,1993
Úspěšnost: B2	50,525	21,254	2,377	0,0248

AIC modelu: 422.68

Následně jsme počítali lineární modely pro stres prožívaný ve druhém tréninku. Pro tyto lineární modely jsme použili hodnoty popisující stres z prvního tréninku (proměnné z faktorové analýzy) jako kovariáty, abychom je v modelu korelovali s rozdíly mezi jednotlivými jedinci.

Stres prožívaný ve druhém tréninku (vyjádřený hodnotou RMSSD) je nejsilněji ovlivněn jednou kovariátou – závisí na množství přeskokového chování v prvním tréninku. Interindividuální rozdíly mají tedy na prožívaný stres větší vliv než úspěšnost v tréninku či typ tréninku (zařazení do skupin).

Tabulka 17 Shrnutí výsledného lineárního modelu pro druhý trénink

	Koeficient	SE	t hodnota	p-hodnota
<i>Intercept</i>	173,340	110,594	1,567	0,1301
Úspěšnost v 2T	5,742	19,61	0,293	0,7722
Skupina A2	60,044	118,716	0,506	0,6176
Skupina B1	123,346	158,796	0,777	0,4449
Skupina B2	-27,076	124,626	-0,217	0,8298
Displacement/redirected behaviour 1T	62,998	25,006	2,519	0,0188
Úspěšnost: A2	-14,364	30,585	-0,470	0,6429
Úspěšnost: B1	-18,516	31,704	0,584	0,5647
Úspěšnost: B2	39,971	33,462	1,195	0,2440

AIC modelu: 432.89

6 DISKUZE

Diplomová práce se zaměřovala na porovnání míry stresu ve dvou způsobech operantního tréninku. Jeden způsob umožňoval psům využít v tréninku předem naučenou default variantu chování, jejíž používání v tréninku exotických druhů napomáhá snižovat pozorovatelný stres u zvířat, při druhém typu tréninku psi default variantu k dispozici neměli. Abychom ověřili možný vliv pořadí jednotlivých typů tréninku, byly ještě tyto dvě hlavní skupiny (s default variantou a bez default varianty rozděleny každá na dvě podskupiny lišící se pořadím prvků). Předpokládaný efekt default varianty bychom mohli pozorovat v druhém tréninku mezi skupinami A a B, kdy skupina A měla možnost tuto variantu chování během tréninku použít.

Výsledky nám ukázaly, že mezi psy je ve stresovém chování poměrně velká interindividuální variabilita, za kterou je nejvíc zodpovědná variabilita v tepové frekvenci vyjádřená hodnotou RMSSD a SDNN (RMSSD ukazuje na schopnost organismu být uvolněný a v klidu; SDNN je spíše marker kombinace aktivity sympatiku a parasympatiku v srdci). To, co stojí za rozdíly ve psím stresovém chování, je právě vliv parasympatiku, a to jak v prvním (30,5 %), tak druhém tréninku (34 %). Když jsme se podívali, jaké proměnné ovlivňují prožívaný stres psa vyjádřený jako RMSSD, zjistili jsme, že v naší testované skupině není ovlivněn ani věkem, váhou, zkušeností se životem v útulku, personalitou, mrv či množstvím „appeasement gestures“. Analýza momentálního afektivního stavu majitele také neukázala, že by jeho negativní naladění mělo vliv na stres prožívaný psem během tréninku. Největší vliv na stres prožívaný během prvního tréninku (vyjádřený hodnotou RMSSD) měla individualita psů a cvik v prvním tréninku (skupina do které byli náhodně zařazeni). Ve druhém tréninku však největší vliv na prožívaný stres měl počet projevených signálů „displacement and redirected behavior“ z tréninku prvního. Za interindividuální variabilitu byly také zodpovědné behaviorální stresové signály psa. Konkrétně v prvním tréninku vysvětlovaly „appeasement gestures“ 21,2 % a „displacement and redirected“ s „other stress signals“ 19 % variability mezi psy. V druhém tréninku stály „appeasement gestures“ s „other stress signals“ za 27,3 % variability.

Zjistili jsme, že default varianta chování nemá vliv na kardiovaskulární projev stresového chování vyjádřeného variabilitou tepové frekvence (mHRV, RMSSD, SDNN), ale snižuje počet behaviorálních stresových signálů během tréninku. Korelace osobitných charakteristik jedinců se stresovým chováním (vyjádřeným celkovým počtem zaznamenaných

stresových prvků) odhalila pouze jeden trend, a to že vyšší umístění na ose *energy* je spojené s menším množstvím stresových signálů.

V první části této kapitoly budeme diskutovat výsledky s cíli práce (1) a v následující vše vztáhneme k výzkumným hypotézám (2).

6.1 Diskuze výsledků s cíli práce

Cíli mé diplomové práce bylo porovnání míry stresu v tréninkových situacích s default a bez default varianty chování. Stres byl vyjádřen a) analýzou behaviorálních projevů a b) kardiovaskulárním měřením. Zde se ukázalo, že default varianta chování má vliv na behaviorální projevy stresu psa tím, že je snižuje. Vliv default varianty na kardiovaskulární projev variability tepové frekvence (HRV) se neukázal. Nicméně tento parametr je silně ovlivněn interindividuálními rozdíly. Podívali jsme se tedy i na vliv personality na behaviorální stresové signály, kde se ukázal trend, který naznačoval, že energičtí psi (skorující v personalitním dotazníku vysoko na ose „energy“) vykazují menší počet celkových stresových signálů. Zjistili jsme také, že nejsilnější faktor, ve kterém se psi mezi sebou liší, je variabilita tepové frekvence (RMSSD, SDNN). Na tento faktor měl v prvním tréninku vliv vztah mezi úspěšností psa v tréninku a skupinou, do které pes náležel. Ve druhém tréninku byl nejvíce ovlivněn počtem „displacement and redirected“ behavior projevovaných v tréninku prvním. V následujících částech diskuze se na tuto problematiku podíváme více podrobně. Nejdříve se zaměříme na behaviorální projevy, dále na kardiovaskulární měření, personalitu a v poslední části na výsledky, které vyšly z lineárních modelů.

Behaviorální projevy

Výsledky ukázaly, že default varianta chování snižuje behaviorální projevy stresu během tréninku operantním podmiňováním. Behaviorální signály stresu byly po variabilitě v tepové frekvenci (RMSSD) dalšími nejsilnějšími faktory, které vysvětlovaly interindividuální variabilitu stresového chování. Konkrétně v prvním tréninku „appeasement gestures“ stály za 21,2 % interindividuální variability a za nimi s vysvětlením 19 % variability mezi psy se objevily „displacement and redirected“ a „other stress signals“ signály. V druhém tréninku vysvětlovaly „appeasement gestures“ a „other stress signals“ 27,3 % variability. Ukázalo se, že „other stress signals“ jsou zvláštní kategorií signálů. V prvním tréninku se vyskytovaly ve stejném faktoru jako

„displacement and redirected behavior“ (3.faktor) a v druhém tréninku spadaly ke stejnému faktoru jako „appeasement gestures“ (2.faktor).

Po vyhodnocení dat můžeme říct, že u skupin s default variantou (A1; A2) došlo v druhém tréninku k signifikantnímu celkovému snížení stresových signálů. U kontrolních skupin bez default varianty (B1; B2) nedošlo signifikantně k celkovému snížení stresových signálů. Pokud se však zaměříme přímo na jednotlivé kategorie behaviorálních signálů (appeasement gestures; displacement and redirected behavior; other stress signals) začne být situace poměrně komplikovanější. Ke snížení počtu „appeasement gestures“ došlo jak ve skupinách s default variantou (A1; A2), tak ve skupině bez default varianty (B1). V případě „displacement and redirected behavior“ došlo ke snížení jen v jedné skupině s default variantou (A2) a v jedné skupině bez default varianty (B2), obě tyto skupiny měly stejné pořadí cviků (paws touch – nose touch). V případě „other stress signals“ došlo ke snížení u obou skupin s default variantou (A1; A2).

Testování psi během celého nahrávání projevovali mnohem širší škálu stresových behaviorálních signálů v reakci na různé interakce (nasazování pásku, manipulace majitelem, hra, průzkum prostředí), než přímo během tréninku. V tréninku jsme mohli pozorovat určitý obecný trend, podobně jako tvrdí Glenk, (2017) a to, že z kategorie „appeasement gestures“ většina psů projevovala „lip licking“, „averted gaze“ nebo „head a going backwards“; méně psů projevovalo „freezing“, „lifting paw“ a některé signály z této kategorie nebyly během tréninku pozorovány vůbec.

„Appeasement gestures“, jindy také nazývané jako konejšivé signály, jsou poměrně subtilní signály, které se projevují při mírně stresující či emočně vzrušivé situaci (Kerswell et al., 2009) a to převážně v sociálním kontaktu (Miklósi, 2009; Pastore et al., 2011) čímž mohou naznačovat, že trénink pozitivním posilováním není pro psy příliš stresující situací. Tyto signály také slouží jako komunikační a pomáhají stresovou situaci vyřešit (Rehn et al., 2011; Shiverdecker et al., 2013). Psi využívali během pětiminutové tréninkové interakce nejvíce signály právě z této kategorie a jejich průměr byl v prvním tréninku 13,65 a ve druhém 8,13. Pro srovnání Kuhne et al., (2012) našli během 30vteřinové interakce mezi majitelem a psem (doteky na těle; držení za obojek) 10, 67 konejšivých signálů. Jedno z možných vysvětlení tedy je, že s familiárností situace klesl projev těchto signálů i u skupiny B1, nebo obráceně, že postupná familiárnost situace nezpůsobila pokles těchto signálů ve skupině B2. Pokud se podíváme přímo na dané skupiny zjistíme, že v počtu „appeasement gestures“ měla skupina B2 jedny z nejnižších hodnoty již během prvního tréninku. Také to byla skupina psů, která

byla v obou trénincích nejúspěšnější. Proto bych se přikláněla k prvnímu vysvětlení, že ve skupině B1 byli psi, kteří se snáze vyrovnávají se stresem.

Z kategorie „displacement and redirected“ behavior používali všichni psi „sniffing on the floor“ a méně jich projevovalo „vocalization“ a „scratching themselves“. Ostatní signály z této kategorie byly použity buď velmi raritně (u několika psů) nebo vůbec. „Displacement a redirected behavior“ jsou prvky chování, které vznikají jako výsledek motivačního konfliktu a bývají viděny v situacích, kdy jim jiná behaviorální strategie neumožňuje dostat se k cíli (Kuhne *et al.*, 2012). Prvky chování „displacement and redirected behavior“ vedou k následnému uvolnění stresu (Maestripieri *et al.*, 1992; Paul *et al.*, 2005). Podle mého názoru to může připomínat rady, které se někdy doporučují lidem při stresu (zhluboka se nadechni, vykřič se). Obě skupiny (A2; B2) u kterých došlo ke snížení četnosti těchto prvků chování, byly charakteristické stejným pořadím cviků. Dle mého názoru, mohlo být tedy toto pořadí cviků (paws-nose touch) z nějakého důvodu pro psy lehce jednodušší. Žádné jiné interindividuální charakteristiky, které jsme sledovali, nevysvětlují toto chování a tím podporují názor, že tento jev (snížení „displacement and redirected behavior“) mohlo být způsobeno právě pořadím cviků. Pokud se dále podíváme na četnost v různých kategoriích úspěšnosti, zjistíme, že už v prvním tréninku na tom byly skupiny A2; B2 lépe (vyšší četnost ve vyšších kategoriích značících vyšší úspěšnost tréninku), než skupiny A1; A2, které se učily jiný cvik. Toto tvrzení však musíme brát s nadhledem, jelikož se jedná o umělé kategorie, které byly určeny experimentátorem.

Kategorie „other stress signals“ je nejsložitější kategorií, jelikož do ní spadají všechny ostatní psí signály ukazující na prožívaný stres. Většina z nich se v našich tréninkových podmínkách vůbec neprojevila, jelikož jsou výsledkem velmi silného stresu (např. plazení, defekace, zvracení, třes) či nespádají do daného kontextu (lovení, hrabání) nebo k nim chybí konspecifický jedinec (postoje; typy obcházení). Těch, co se z kategorie „others stress signals“ projevilo, bylo jen několik a většinou byly navázané na jednoho či několik jedinců (hledání podpory u majitele pohledem, pohyby uší, skákání na experimentátora či olizování experimentátora, nafukování tváří, otvírání a zavírání tlamy, ignorování). Některé ze signálů z „other stress signals“ se také nemusí projevovat v interakci s člověkem (Siniscalchi *et al.*, 2018). Jediný signál z této kategorie, který byl používán většinou psů byl „panting“, podobně jako ve studii (Kuhne *et al.*, 2012). Předpokládáme, že v této kategorii se nejvíce ukazují interindividuální rozdíly mezi psy, které závisí na jejich predispozicích či zkušenosti (Bradshaw & Rooney, 2016; Hecht & Horowitz, 2015; Siniscalchi *et al.*, 2018).

Definování „appeasement gestures“ a „displacement and redirected behavior“ je mnohem jasnější, protože se od sebe poměrně liší stresujícím či vzrušujícím kontextem, který je projevuje. Tedy „appeasement gestures“ jako projev v sociální interakci (Miklósi, 2009) a „displacement and redirected behavior“ jako efekt subjektivního motivačního konfliktu (Kuhne *et al.*, 2012). Jsou také spojeny s určitou fyziologickou odpovědí (viz „Behaviorální signály psa“). Ovšem stresový etogram psa je také soubor všech těchto proměnných („appeasement gestures“; „displacement and redirected behavior“; „other stress signals“), které jsou spolu v interakci.

Aby to nebylo málo komplikované, i některé behaviorální signály mohou ukazovat, zda je prožívaný stres vnímán pozitivně či negativně. Bremhorst *et al.*, (2019) pomocí poměrně citlivé a sofistikované metody (Facial Action Coding Systems) ukázali, že různé polohy psích uší („other stress signals“), jsou navázané na pozitivní či negativní podmínky a diskutovali, že tento projev se objevuje i u dalších druhů (liška stříbrná, kočka domácí, ovce domácí). Tato metoda umožnila autorům velmi dobrou analýzu faciálních behaviorálních signálů, podle kterých zařadili projevy očí a tlamy do negativních podmínek. Inspirovali se prací Caeiro *et al.*, (2017), kteří ukázali závislost některých signálů na probíhajícím kontextu. Například „lip licking“ zařadili do kontextu „očekávání příjemného“. Tato měřicí metoda ale rozlišovala „lip licking“ více citlivě, než umožňuje běžné nahrávání a ukázala i rozdíly ve způsobu olizování. Bylo by zajímavé se s kvalitním nahrávacím zařízením podívat na naše signály více do hloubky a lépe rozpoznat emoce, které za nimi stojí. Možná by to pak umožnilo reflektovat data s větší hloubkou porozumění.

Fyziologické měření

Jedním z cílů mé diplomové práce bylo porovnání míry stresu v tréninkových situacích s default a bez default varianty chování měřením fyziologických parametrů. Zde se ukázalo, že default varianta chování nemá vliv na kardiovaskulární projev variability tepové frekvence (mHRV, RMSSD, SDNN). Nicméně tento parametr je silně ovlivněn interindividuálními rozdíly. Faktorová analýza ukázala, že nejdůležitější faktor, který vysvětluje většinu interindividuálních rozdílů mezi psy, jsou právě hodnoty variability tepové frekvence (RMSSD; SDNN). Ukázala, že to, co stojí za rozdíly ve psím stresovém chování, je právě vliv parasympatiku, a to jak v prvním (30,5 %), tak druhém tréninku (34 %) (viz diskuze lineární model). SDNN a RMSSD mají obě stejný silný vliv, SDNN obecně vykazuje jen trochu menší průkaznost. Stres v druhém tréninku (RMSSD) byl ovlivněn nejvíce kovariátou z prvního tréninku, a to počtem prvků „displacement“ chování, které psy v prvním tréninku

vykazovali. V prvním tréninku se jako druhým zásadním faktorem spolu s „appeasement gestures“ ukázala i hodnota mHRV, která však v druhém tréninku již vůbec významná nebyla. Předpokládáme, že je za to zodpovědná interindividuální variabilita mezi psy ve skupinách, a proto neměla v celkovém souboru tak silný vliv.

Fyziologické markery neukázaly signifikantní změnu mezi prvním a druhým tréninkem. Ani jedna z hodnot srdeční variability (mHRV, RMSSD, SDNN) se signifikantně mezi skupinami nelišila. Signifikantní byl jen rozdíl mezi tréninkem a klidem, čímž jsme ověřili, že měříme dobře změnu mezi chvílemi, kdy pes odpočívá (klid) a kdy pracuje (trénink). Měřené období nazvané „klid“ nemusí však nutně odpovídat motorickému klidu psa. Někteří psi v této fázi odpočívali v lehu, ale jiní ho trávili chůzí či byli v kontaktu s člověkem. Do analýzy jsme zahrnuli hodnoty variability tepové frekvence (mHRV, RMSSD, SDNN), ale hodnoty HR (frekvence srdečního tepu; bpm) jsme nakonec do analýzy nezahrnuli (vysvětleno dále).

Srdeční tep vzrůstá podle obecné odpovědi na možné významné události a podle toho, zda jsou přijímány pozitivně či negativně. Tepová frekvence (HR) může být ale sekundárně ovlivněna i lokomoční aktivitou. Ačkoliv Beerda *et al.* (1998) nenašli žádný vztah mezi HR a lokomocí v podmínkách nerušených, novější studie Maros *et al.* (2008) naopak ukázala, že HR se liší mezi statickými pozicemi psího těla a klidnou chůzí. HR se u těchto psů nelišilo mezi stáním / sezením / ležením (rozdíl byl jen vůči pohybu), což jak autoři sami uvádějí, mohlo být ovlivněno povel, který psi pro pozice uposlechli a nemuselo tedy dojít ke kýženému relaxovanému vztahu v některých pozicích. Hodnoty HRV se signifikantně mezi těmito polohami nelišily. Klidná chůze probíhala v jejich experimentu se psem na vodítku, což samotné už může mít vliv na změnu tepové frekvence (Glenk *et al.*, 2013). Data Lensen *et al.* (2017) zase ukázala, že reakce na emoční stimul „zastíní“ tento efekt pohybové aktivity na tepovou frekvenci (HR). Také říkají, že na rozdíl od HR nejde bohužel data HRV porovnávat přímo s aktuální behaviorální reakcí psa, protože musí být pro korektní analýzu měřena 2–5 minut (což je dodrženo i v našem protokolu). Hodnoty HRV (SDNN) byly ve studii Maros *et al.*, (2008) silně ovlivněny pozorností psa. Toto měřili během úlohy, kdy se pes ve statické poloze díval na míček a nejspíš se mohl připravovat na následnou hru. Což nasvědčuje, že vysvětlení, která reflektují hodnoty HRV může být mnohem složitější a mohou v sobě zahrnovat několik různých faktorů.

Beerda *et al.* (1998) říkají, že stresové chování (například nervozita; „lip licking“) je chování, které se ukazuje při mírném stresu a naruší od chování (výrazné snížení postoje), které se projeví při velkém stresu, nejsou tyto signály asociovány ani s odpovědí kortizolu. Současně

naznačuje, že korelování behaviorálních stresových signálů, kardiovaskulárního měření či měření hladin kortizolu nebývá signifikantní a vysvětlení za tím vidí ve variabilitě stresové odpovědi jedinců (Beerda *et al.*, 1998; Bergamasco *et al.*, 2010).

Proces tréninku je velmi dynamický – pes se buď pohybuje, nebo i když je ve statické pozici, tak pomocí svého těla komunikuje s experimentátorem, či vytváří behaviorální reakci založenou na probíhajících emocích, také může zpracovávat odměnu. V tomto případě je velmi komplikované oddělit pohyb těla od jiných projevů, abychom mohli zodpovědně uvážit vliv pohybu na tepovou frekvenci HR. Stresové signály – „appeasement gestures“, „displacement and redirected behavior“ a „other stress signals“ mají také prokazatelný vliv na HR (Kuhne *et al.*, 2014). Bylo by velmi zajímavé srovnat komunikační signály přesně s aktuální probíhající tepovou frekvencí, ale to by bylo v daných podmínkách a komplexnosti tréninku velmi obtížně proveditelné. Bohužel jsem nikde nenašla výzkum, která by ukazoval na konkrétní efekt souhry a hodnoty těchto signálů, tedy na to, jak moc se snižuje HRV po využití „appeasement gestures“, či kolik prvků chování je ke snížení HRV potřeba a současně ani na to, jak moc se může zvýšit variabilita tepové frekvence využitím některého z „displacement and redirected behavior“.

K vyvarování se interpretaci mylných dat pomáhá měření a analýza více než jednoho parametru (Beerda *et al.*, 1997), proto jsme vliv stresu na variabilitu tepové frekvence kontrolovali na více proměnných (mHRV, RMSSD, SDNN). Než se použijí statistické metody, je vhodné data zkontrolovat „manuálně“ a výsledky interpretovat v kontextu behaviorálních signálů (Schöberl *et al.*, 2015).

Data byla před zpracováním dopředu zkontrolována, jestli zde není zásadní rozdíl mezi tréninky, který by odpovídat pohybu psa a také byla data kontrolována vůči naměřenými bazálními hodnotám psa (hra / klid). Z důvodu vhodnějšího zpracování výsledků jsme do analýzy použili více parametrů variability tepové frekvence (HRV), které se nejeví na pohybu tolik závislé (mHRV, RMSSD, SDNN) a jsou méně citlivé na chyby (Berntson & Stowell, 1998; Mulder, 1992; Schendera, 2007). Ukázalo se, trénink s default nebo bez default varianty neměl signifikantní vliv na proměnné HRV, a že tyto proměnné jsou nejvíce ovlivněné interindividuálními rozdíly mezi psy.

Interindividuální variabilita ve variabilitě tepové frekvence je často nacházený fenomén u studií, které se zaměřují na fyziologické měření stresu psa (Maros *et al.*, 2008; Olsen *et al.*, 1999; Ogburn *et al.*, 1998; Doxey *et al.*, 2004). Inspirovali se jím Maros *et al.* (2008), který si

za jeden z cílů práce dali nasbírat kardiovaskulární data psů, jelikož by mohla sloužit jako dobrý indikátor k charakterizování temperamentu jedince (Visser *et al.*, 2002; DiPietro *et al.*, 2000). Pokud ale přijmeme i další možnost a tedy to, že HRV reflektuje pozitivní emoce (Langbein *et al.*, 2004), či to, že HRV může být ovlivněna dalšími kognitivními procesy (Katahira *et al.*, 2014), může se správné vyhodnocení výsledků zkomplikovat o to více.

Jednoduché vysvětlení našich výsledků (nenalezení vlivu default varianty na hodnoty HRV) mohlo být také čistě takové, že trénink s default nebo bez default varianty nemá vliv na variabilitu tepové frekvence, a tedy na stres prožívaný během tréninku. Je možné, že na větším vzorku psů by se projevil rozdíl v tréninku s default variantou a bez default varianty, ale je také možné, že interpretace výsledků by byla podobně složitá. Pokud se jedná především o interindividuální variabilitu mezi psy, která má ten nejzásadnější vliv na stres prožívaný během tréninku, tak by nám k lepšímu vysvětlení dat pomohlo mít změřené hodnoty tepové frekvence u konkrétního psa v mnoha různých situacích před zahájením experimentu, což by nám umožnilo jeho individuální hodnoty vztáhnout k výsledkům v obou typech tréninku (s default variantou či bez), mohli bychom tak tedy provést intraindividuální srovnání za různých podmínek, nikoliv porovnání mezi skupinami, které může být zatíženo právě velkou interindividuální variabilitou.

Přesto data, která jsme získali, mohou být hodnotná pro preliminární výsledky a umožní nám vytvořit vhodný design případného následného projektu.

Personalita – etogram

Korelace personalitních charakteristik jedinců se stresovým chováním (vyjádřeným celkovým počtem zaznamenaných stresových prvků) odhalila pouze jeden trend. Osa „energy“ negativně koreluje s počtem stresových prvků ve druhém tréninku. Vysoká „energy“ ukazuje na menší počet celkových stresových signálů. Na tento vztah je však třeba pohlížet kriticky, protože korelace není moc silná a jedná se zde jen o trend. V prvním tréninku vidíme jen náznak podobného vztahu mezi „energií“ a celkovým počtem stresových signálů.

Z personalitních dotazníku jsme vybrali několik parametrů: „trainability“, „excitability“, „non-social fear a energy“, o kterých předpokládáme, že mohou být relevantní k chování psa v tréninku a k míře prožívaného stresu. „Trainability“, který ukazuje na schopnost psa k tréninku. S touto personalitní dimenzí a stresovými signály jsme nenašli žádnou korelaci. Pokud se podíváme blíže na otázky v personalitním dotazníku, tak zjistíme, že se obecně týkají spíše poslušnosti (např. otázka: „Na povel „stůj“ se bezprostředně zastaví“, nikdy –

vždy), než procesů učení. Procesu učení se týká otázka, zda se pes učí pomalu nové cviky, která ale dle mého názoru může být silně ovlivněna subjektivním názorem majitele. Faktor „excitability“ by z našeho předpokladu mohl odkazovat na vzrušivost jedince, a tedy jeho sklony k rychlejšímu posunu na stresové ose a k vykazování většího množství stresových signálů (HRV, etogram), ale zde jsme také žádnou spojitost mezi stresovými signály u námi testovaných psů nenašli. Důvody pro výběr parametru „non-social fear“ byly poněkud komplexnější. Věděli jsme, že u koní byla prokázána souvislost mezi bojácností („fearfulness“) a větším využíváním zvykového učení (Lansade *et al.*, 2017). Současně ale Rauw *et al.* (2017) tvrdí, že coping strategie a „fearfulness“ mohou být na sobě nezávislé. Coping style je ovlivněn mnoha proměnnými a vypadá to, že nemusí záviset na bojácnosti zvířete a může se jednat spíše o dvě nezávislé proměnné. Proto nás zajímalo, jestli se vliv této kategorie neukáže i na našich datech. CBARQ dotazník rozděluje „fearfulness“ na tři subtypy („stranger-directed“; „dog-directed“; „non-social fear“), které jsou dle autorů nezávislé samy na sobě. U parametru non-social fear je největší logická souvislost s ochotou k interakci s neznámými objekty v tréninku a spoluprací při tréninku obecně, ale ani tady jsme nenašli žádnou korelaci s projevy stresových signálů.

Parametr „energy“ jsme vybrali, protože jsme předpokládali jeho možnou souvislost s proaktivními či reaktivními jedinci. Tento faktor sestává pouze ze dvou otázek: „Je hravý, štěňecí a divoký“; „Je aktivní, energetický a stále v pochodu“, které se zodpovídají na škále nikdy-zřídka-někdy-většinou-vždy. Hladina energie se liší mezi plemeny, což naznačuje, že některá plemena, zejména původně pracovních psů, byla selektována pro vyšší energii (Serpell & Duffy, 2014). Vysoké hladiny energie, ale i nebojácnosti a trénovatelnosti jsou potřeba u psů, kteří jsou vybíráni pro extenzivní trénink a je potřeba, aby se naučili velmi specifické dovednosti (Hare *et al.*, 2018) - dokázali čelit náročným situacím, vydrželi několik hodin v terénu a měli silnou motivaci a vlastní vůli pro tuto akci. Často bývají pro takové role (např. záchranářské služby, hledání drog) vybíráni psi, co byli odloženi do útulku a nehodí se kvůli své aktivitě pro průměrnou rodinu. Oproti tomu asistenční psi jsou vybíráni podle nízkých hladin energie, protože je u nich silný tlak na dobré vychování a neustálý kontakt s člověkem (Ulrich, 2015). Aktivní, energičtí psi jsou považováni za takzvané extrovertní typy (Carrier *et al.*, 2013). Mezi hravé a energické psy patří třeba i ti, kteří sdílejí domácnost s dalšími psy, nebo mají možnost často interagovat s dětmi (Harvey *et al.*, 2016). Psi se mezi sebou liší i v kognitivních schopnostech, se kterými zvládají různé úlohy (Matthews & Campbell, 2009). Proaktivní jedinci jsou často charakterizováni jako směšní a energičtí (Careau

et al., 2010) a mohli bychom tedy předpokládat, že faktor „energy“ může mít spojitost s proaktivními coping strategiemi. Takoví jedinci by mohli v tréninku vykazovat právě menší míru stresových signálů. Víme však, že nejenom personalita, ale i emoce, motivace, možnost kontroly, stupeň vzrušení i celkový kontext mohou mít vliv na daný proces (Bekoff, 2000; Zentall, 2013; Affenzeller *et al.*, 2017; Koolhaas, 2008).

Jaký je výsledek parametru „energy“ mohlo ale být ovlivněno i majitelem. Ukázalo se, že lidé, kteří mají zkušenosti se psy v tréninku, často označují psy jako klidnější, než méně zkušené lidé (Harvey *et al.*, 2009). Z mé účasti během vyplňování dotazníku majiteli mám silný pocit, jak moc může být dotazník ovlivněn právě subjektivním názorem majitele, celkovou situací, ve které ho vyplňuje („před zkušeným trenérem“), naladěním majitele a jeho osobnostními rysy.

Stres psa během tréninku a další faktory, které ho ovlivňují

Faktorová analýza ukázala, že za interindividuální variabilitu mezi psy je nejvíc zodpovědná hodnota RMSSD, což je fyziologická hodnota ukazující na míru prožívaného stresu. Když jsme se podívali, jaké proměnné mají vliv na hodnotu RMSSD, zjistili jsme, že v naší testované skupině není RMSSD ovlivněno ani věkem, váhou, zkušeností se životem v útulku, negativním vyladěním majitele, personalitou psa, mHRV či „appeasement gestures“.

První lineární model nám ukázal, že RMSSD (nejsilnější faktor vysvětlující variabilitu mezi psy) je v prvním tréninku ovlivněn interakcí mezi skupinou:úspěšností a to pouze případě skupin A1 a B2. V prvním tréninku se psi mezi sebou lišili jen pořadím cviků: skupiny A1 a B1 byly trénovány na „nose touch“ a skupiny A2 a B2 na „paws touch“. Předpokládáme, že pokud by byl tento výsledek ovlivněn pouze pořadím cviků, tak bychom měli najít tento vztah i mezi skupinami A2 a B1. Tento lineární model poměrně výrazně ukazuje, že míra prožívaného stresu závisí už na skupinách psů, které se od sebe liší. Je možné, že náhodné rozdělení psů do skupin (kontrolováno jen vnějšími charakteristikami jako „plemeno“, „pohlaví“ a „velikost“) ovlivnilo získané výsledky. Mohlo se stát, že tímto procesem byli k sobě přiřazeni psi, kteří si byli v některých charakteristikách (které nebyly předem zjevné) podobnější, což u relativně malého vzorku mohlo vést ke zkreslení výsledků.

Druhý lineární model ukazuje, že klíčový parametr RMSSD ve druhém tréninku je nejlépe vysvětlen parametrem „displacement and redirected behavior“ z prvního tréninku. A to tak, že čím víc bylo „displacement behavior“ v prvním tréninku, tím vyšší RMSSD (zjednodušeně klid) byl ve druhém tréninku. Domnívám se, že tento výsledek určitým způsobem potvrzuje

koncept default varianty jako takové. Jelikož tito psi měli v prvním tréninku svoji vlastní strategii, která jim fungovala pro snížení stresu, tak byli ve druhém tréninku méně stresováni.

Počet „displacement and redirected behavior“ se snížil u skupin A2 a B2 a nesnížil se u skupin A1 a B1. Snížil se tedy nezávisle na default variantě chování. Tento efekt může být způsoben pořadím cviků, nebo individuálními rozdíly mezi psy v daných skupinách. Vysvětlení však může být ještě komplexnější. To že ve skupině A1 nevidíme vliv default varianty na projevech „displacement and redirected behavior“ může být totiž způsobeno i naším tréninkovým protokolem. Obecně totiž default variantu učíme zvířata, která mají zkušenost s tímto typem tréninku a potvrzujeme ji v trénincích následujících. Psi v naší studii byli ale z tohoto pohledu naivní jedinci, takže se nejdříve museli vyrovnat už s novým tréninkovým procesem a pak ještě pochopit koncept default varianty, který pro ně nemusel být jednoduše uchopitelný v této posloupnosti (jen jeden mezitrénink default varianty) a její první zkušenost s využíváním v druhém tréninku. Přesto, že psi ve skupině A využívali default variantu jako možnost volby, nemuselo se v jejich případě ještě jednat o zvykovou strategii a pořád se při nárustu stresu uchýlovali ke své známé behaviorální strategii. Současně nesmíme zapomenout, že snížení těchto prvků chování se vyskytlo u skupin A2 a B2, takže nezávisle na nabízené strategii (default/bez default), ale na základě pořadí cviků, což napovídá předpokladu, že toto pořadí cviků bylo pro psa jednodušší, tedy nejdříve použití pacek a potom čumáku. Současně jsme nezaznamenali signifikantní rozdíl v hodnotách RMSSD mezi prvním a druhým tréninkem (i když tam byl malý trend ke zvýšení), ale vidíme poměrně širokou interindividuální variabilitu v rámci skupin a může tam docházet k nějakému kompenzačnímu efektu, který je ale závislý na individualitě.

Obecně v tréninku existují dvě motivace, a určitý „trade off“ mezi nimi (apetitivní motivace a kontrola nad situací). Při tomto tréninku, kdy se pes učí shapingem (operantní cestou) nabízet chování, musí mít ideálně vyšší hladinu stresu, než kdyby relaxoval a to proto, aby se lépe učil (McGaugh, 2000; Schwabe *et al.*, 2010). Tato hladina však nesmí zároveň být příliš vysoká, aby se nedostal do distresu, který blokuje učení. To tedy znamená, že sám sebe bude chtít uklidňovat, když stres bude vzrůstat, a proto bude docházet k chování, které slouží k zbavení se stresu. Například pokud se jedinci chování nedaří (nevede k odměně, může se zvyšovat frustrace) bude tedy docházet k chování, kterým se bude chtít uklidnit – třeba právě k tzv. začuchávání, které patří do kategorie „displacement and redirected behavior“. Jelikož při tréninkové metodě *positive reinforcement training* čekáme, než zvíře zahájí chování samo, není v tomto procesu z vnějšku nijak tlačeno, a dostává možnost k volnému projevu svého

chování. Pokud dělá něco jiného, než je chování, které má být trénováno, tak trenér čeká, až bude zvíře znovu pozorné a pak teprve dává gesto k dalšímu úkolu. I u psů, kteří se účastnili naší studie, se ukázalo, že pokud jim funguje jejich vlastní behaviorální strategie, jak se zbavit stresu („displacement and redirected behavior“), tak jsou schopni tuto informaci přenést i do dalších tréninkových interakcí. Ukazuje to tedy na důležitost učit zvířata právě takové strategie chování, jako je default varianta, kterými s námi v dalších trénincích mohou míru svého stresu pro nás jasněji komunikovat.

6.2 Výsledky a výzkumné hypotézy

První **výzkumnou hypotézou (HA1)** jsme testovali, zda má trénink s default variantou vliv na stresové parametry (fyziologické a behaviorální). V celkovém projevu behaviorálních stresových signálů můžeme říci, že ano. Trénink operantní cestou s možností využití default varianty snižuje projev stresových signálů u psů. Toto nacházíme v případě, kdy diskutujeme jen celkový vliv signálů, ale když se podíváme do různých kategorií behaviorálních signálů, tak začíná být vysvětlení celého procesu mnohem složitější a komplexnější. V případě kardiovaskulárního měření, které nám mělo ukázat hladinu stresu v reálném čase jsme rozdíl mezi tréninkem s default variantou, nebo bez default varianty nezaznamenali. Je možné, že trénink pozitivním posilováním obecně nemusí být natolik stresující situace, aby se v případě citlivě vedeného tréninku ukázala na fyziologických parametrech stresové reakce, ale jen na subtilnějších projevech některých behaviorálních stresových signálů. Když tyto signály testují samostatně, tak je měřitelný jejich vliv na fyziologické proměnné, ale pokud jsou během pětiminutového tréninku ve vzájemné interakci, nemusí být jejich efekt na fyziologickém měření tolik znát. V předchozí studii zaměřené na trénink psů (Ročovská, 2018) se například snížený projev behaviorálních stresových signálů u psů s variantou default signifikantně nepotvrdil, ale při prozkoumání výsledků zjistíme, že autorka sledovala mnohem výraznější projevy stresu (vyskakování, čenichání, štěkání, kňučení, drbání, odchod), které se v naší práci vůbec tolik nevyskytovaly a zároveň to nemohlo poskytnout ucelený pohled na behaviorální profil psa během tréninku.

Ve **druhé výzkumné hypotéze (HA2)** jsme se snažili zjistit, zda souvisí operantní trénink s předem naučenou strategií (takzvanou „default variantou“) a bez této strategie s úspěšností tréninku. Úspěšnost tréninku byla hodnocena dosažením určitého behaviorálního kritéria stanoveného experimentátorem. Jednalo se tedy o 8 diskrétních strategií. To může zkomplikovat statistickou analýzu, jelikož se nejedná o proměnnou, která by měla spojitou

charakteristiku. Další komplikací je fakt, že se nejedná o objektivně měřitelnou proměnnou, ale jde o „antropocentrické kritérium“ stanovené experimentátorem, které ale nemusí psa, ani prožívanou míru stresu reálně nikterak reflektovat. Jinými slovy tento náš lidský konstrukt hodnocení úspěšnosti nemusí vůbec odpovídat subjektivnímu pocitu psa o úspěšnosti v tréninku. Například pes v kategorii H mohl mít stejný počet úspěšných pokusů jako pes v kategorii A, jelikož se odměňoval každý malý krok, který psa vedl ke splnění úkolu. Z pohledu psa to tedy může být stejně úspěšný trénink, pokud by se hodnotil počtem odměn. Jelikož pro psa nemusí být relevantní náš konstrukt úspěšnosti, soustředili jsme se více na objektivní parametry.

Zde bych ráda ještě jednou zmínila předchozí bakalářskou práci Aničky Ročovské (Ročovská, 2018), které zjistila, že jedinci s default variantou jsou v tréninku úspěšnější. Design pokusu se ale v mnohém lišil a trénink byl veden méně jemným způsobem (osobní konzultace). Psi byli hodnoceni dle rychlosti, za kterou se cvik naučili (s default a bez default varianty) a různí jedinci měli různý počet tréninků a úspěšnost byla vyjádřena v čase. V námi navrženém experimentu jsme se však snažili vyhnout co nejvíce proměnným, které by mohly trénink ovlivňovat, nebo zkreslovat získaná data (proto jsme také nezařadili například čas, nebo počet odměn jako kritérium úspěšnosti). Mezi limitace naší studie patří, že testovaná skupina psů byla poměrně malá a heterogenní. Současně mezi limitace musím zahrnout i způsob, kterým jsem získávala dobrovolníky pro studii, kterým byl charakterizován celý vzorek psů. Jednalo se převážně o psy s citlivou výchovou. I když toto představovalo jistou limitaci, mohu však podotknout, že jsem se obecně setkala s velmi příjemnými a otevřenými lidmi s velkým zájmem a láskou ke svému psovi.

Obecně byl nejsilnějším faktorem, který ovlivňoval stresové prožívání během tréninku rozdíl v individuální variabilitě tepové frekvence a projevu stresového chování. Kdybych zde mohla zmínit některé případové studie, tak se nám efekt default varianty v praxi potvrdil u několika druhů zvířat (Harris, 2020). Současně se každý den setkávám s těmito individuálními rozdíly v tendenci využívání default varianty na svém pracovišti v Zoologické zahradě Praha, ale i během konzultací se specialisty na trénink zvířat. Ukazuje se tak klíčové aplikovat poznatky z etologie a fyziologie nejen v tréninku zvířat, ale i při zajištění jejich welfare.

ZÁVĚR

Teorie praví, že v pozitivně vnímaném stadiu eustresu je živočich posílen ve schopnosti operantního učení a tyto mírné hladiny stresu ho podporují (Schwabe *et al.*, 2007). Při vysokém vzrušení dochází spíše než ke zhoršení celkového výkonu ke změně strategie. To se děje ve smyslu změny z kognitivně náročnějšího zpracování mnoha podnětů zároveň (*cognitive strategy*) k jednodušší strategii zpracování jen několika salientních vodítek nebo k regresi k naučené reakce (*habit strategy*) (Hanoch & Vitouch, 2004; Quaedflieg & Schwabe, 2018). Při vysokých hladinách stresových hormonů tedy přestává živočich pracovat operantně, ale používá jednodušší a již dříve naučené strategie chování. Tyto strategie mu pomáhají získat odměnu i při vysokých hladinách stresu a tím se vrátit zpátky do klidového stavu (Schwabe *et al.*, 2010). Přepnutí na jednodušší typ učení je závislé na vzrůstajícím stresu (Kim *et al.*, 2001; Packard & Wingard, 2004). Se stresem se může organismus vyrovnat pomocí tzv. coping strategií (pomáhají snížit stres a zlepšit mentální a fyzický stav přímo v dané situaci), a to třeba pomocí různých sociálních, mentálních, emocionálních či jiných pomůcek. To, že má živočich variantu chování, která obvykle vede k vytyčenému cíli, mu dává určitou kontrolu nad danou stresovou situací a snižuje hladinu stresových hormonů. Kontrola nad situací je tou hlavní proměnou, která pro zvíře subjektivně určuje, jak silně je stres vnímán (Huether, 1996; Mayer *et al.*, 2017). Námi nabízená default varianta chování by mohla být potenciálním typem *coping* strategie, pokud si toto chování pes sám vybere.

To nejdůležitější, co se v naší studii ukázalo bylo, že mezi psy panuje velká interindividuální variabilita. Na těchto individuálních rozdílech závisí také to, jak a jestli se jedinec sám o sobě umí zbavovat stresu, jestli je k němu náchylný a jak se učí. Můžeme se například setkat s jedincem, který si je jistý a cítí se v klidu, jeho fyziologické hodnoty neznačí stres, ale přesto bude behaviorálně stres vykazovat. Zvíře, které je posilováno ve využívání stresových signálů tím, že na ně jeho rodina reaguje, může mít mnohem větší repertoár a míru těchto prvků chování. Třeba bude používat právě komunikačními signály, které mu pomáhají situaci řešit, nebo i různé behaviorální fyzické reakce, kterými dokáže stres snížit.

Tato souhra nám dává poměrně komplexní obrázek o daném psovi, který se zatím nejen špatně ověřuje, ale i interpretuje. Ukázalo se, že právě na tuto komunikaci mezi člověkem a psem během tréninku pozitivním posilováním může mít default varianta vliv. Mohu si dovolit subjektivně tvrdit, že psi, kteří měli v tréninku default variantu, vypadali obecně hravěji a spokojeněji. Obecně to ale nemusí platit vždy a u všech jedinců. Existují situace, kdy může

být možnost volby zbytečně stresující, nebo se můžete potkat s jedincem, jehož personalita a životní strategie ho obecně vedou spíše ke zvykovým strategiím, rutinnímu chování a jistotě. Proto je důležité v jakékoliv komunikaci s druhým být vnímavý. Současně mohu sama ze své praxe potvrdit, že pracuji s jedinci, kteří default variantu chování v životě vůbec nepotřebují a také s takovými, kteří by si bez ní nenechali ani sebrat kus slámy ze zad. Doufám, že má diplomová práce bude inspirací pro další lidi, kteří jsou v kontaktu se zvířaty a umožní jim jasnější mezidruhovou komunikaci. Současně věřím, že získané poznatky pomohou zefektivnit trénink v řadě kognitivních testů u živočišných druhů, které jsou součástí etologického a fyziologického výzkumu. A v neposlední řadě, že bude mít pozitivní vliv na welfare psů a jejich život ve společnosti lidí.

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1 Seznam testovaných psů, zařazení do skupiny a jejich základní charakteristiky	42
Tabulka 2 Hodnoty variability tepové frekvence (mHRV) pro jednotlivé fáze pokusu.....	54
Tabulka 3 Hodnoty RMSSD pro jednotlivé fáze pokusu	55
Tabulka 4 Hodnoty SDNN pro jednotlivé fáze pokusu	55
Tabulka 5 Hodnoty tepové variability mezi skupinami (první – druhý trénink)	57
Tabulka 6 Hodnoty všech stresových prvků pro jednotlivé fáze pokusu	59
Tabulka 7 Hodnoty všech „apeasement gestures“ pro jednotlivé fáze pokusu	60
Tabulka 8 Hodnoty „displacement and redirected behavior“ pro jednotlivé fáze pokusu	61
Tabulka 9 Hodnoty všech „other stress signals“ pro jednotlivé fáze pokusu	61
Tabulka 10 Stresové signály první trénink – druhý trénink.....	63
Tabulka 11 Proměnné personality vůči počtu stresových signálů během tréninků.....	66
Tabulka 12 Charakteristiky faktorů z první faktorové analýzy	67
Tabulka 13 Struktura první faktorové analýzy – parametry z prvního tréninku	67
Tabulka 14 Charakteristiky faktorů z druhé faktorové analýzy	68
Tabulka 15 Struktura první faktorové analýzy – parametry z druhého tréninku.....	68
Tabulka 16 Shrnutí výsledného lineárního modelu pro první trénink	69
Tabulka 17 Shrnutí výsledného lineárního modelu pro druhý trénink	70

SEZNAM GRAFŮ

Graf 1 Hodnoty mHRV pro jednotlivé fáze pokusu	54
Graf 2 Hodnoty RMSSD pro jednotlivé fáze pokusu	55
Graf 3 Hodnoty SDNN pro jednotlivé fáze pokusu.....	56
Graf 4 Hodnoty mHRV mezi skupinami ve druhém tréninku.....	58
Graf 5 Hodnoty RMSSD mezi skupinami ve druhém tréninku.....	58
Graf 6 Hodnoty SDNN mezi skupinami ve druhém tréninku	59
Graf 7 Hodnoty všech stresových prvků pro jednotlivé fáze pokusu	60
Graf 8 Hodnoty všech „apeasement gestures“ pro jednotlivé fáze pokusu	60
Graf 9 Hodnoty všech „displacement and redirected behavior“ pro jednotlivé fáze pokusu ...	61
Graf 10 Hodnoty všech „other stress signals“ pro jednotlivé fáze pokusu.....	62
Graf 11 Celkem stresových signálů v druhém tréninku mezi skupinami	64
Graf 12 Celkem „apeasement gestures“ v druhém tréninku mezi skupinami	65
Graf 13 Celkem „displacement and redirected behavior“ ve druhém tréninku mezi skupinami	65
Graf 14 Celkem „other stress signals“ v druhém tréninku mezi skupinami	66

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1 Klasické a operantní podmiňování	11
Obrázek 2 Obecný mechanismus učení se asociací.....	12
Obrázek 3 SAM systém a HPA osa	16
Obrázek 4 Taxonomie paměťových systémů	19
Obrázek 5 Schéma úloh – systémy učení a mozkové struktury	21
Obrázek 6 Zapojené mozkové struktury do stresové reakce	22
Obrázek 7 Vybírání coping stylu	27
Obrázek 8 Schéma experimentu	41
Obrázek 9 „Naklikávání“	45
Obrázek 10 Pretrénink	46
Obrázek 11 Trénink nose touch a paws touch	46
Obrázek 12 Mezitránink	47

SEZNAM POUŽITÝCH ZDROJŮ

- Affenzeller, N., Palme, R. & Zulch, H. (2017). Playful activity post-learning improves training performance in Labrador Retriever dogs (*Canis lupus familiaris*). *Physiology & behavior*, **168**, 62-73.
- Agnetta, B., Hare, B. & Tomasello, M. (2000). Cues to food location that domestic dogs (*Canis familiaris*) of different ages do and do not use. *Animal cognition*, **3**(2), 107-112.
- Agnvall B., Katajamaa R., Altimiras J. & Jensen P. (2015). Is domestication driven by reduced fear of humans? Boldness, metabolism and serotonin levels in divergently selected red junglefowl (*Gallus gallus*). *Biol. Lett.* **11**(9), 1-4.
- Agorastos, A., Heinig, A., Stiedl, O., Hager, T., Sommer, A., Müller, J. C., Schruers, K. R., Wiedemann, K. & Demiralay, C. (2019). Vagal effects of endocrine HPA axis challenges on resting autonomic activity assessed by heart rate variability measures in healthy humans. *Psychoneuroendocrinology*, **102**, 196-203.
- Akselrod, S. (1995): Components of heart rate variability: basic studies. In: *Heart rate variability*, eds. Malik, M. & Camm, A. J., Futura Publishing Company, New York, 147-163.
- Alexander, M. B., Friend, T. & Haug, L. (2011). Obedience training effects on search dog performance. *Appl Anim Behav Sci.* **132**, 152-159.
- Amat, J., Baratta, M. V., Paul, E., Bland, S. T., Watkins, L. R. & Maier, S. F. (2005). Medial prefrontal cortex determines how stressor controllability affects behavior and dorsal raphe nucleus. *Nature neuroscience*, **8**(3), 365-371
- Amsel, A. (1962). Frustrative nonreward in partial reinforcement and discrimination learning: Some recent history and a theoretical extension. *Psychological review*, **69**(4), 306.
- Anisman, H. & Zacharko, R. M. (1990). Multiple neurochemical and behavioral consequences of stressors: implications for depression. *Pharmacology & therapeutics*, **46**(1), 119-136.
- Appelhans, B. M. & Luecken, L. J. (2006). Heart rate variability as an index of regulated emotional responding. *Review of General Psychology*, **10**, 229-240.
- Arvelius, P., Eken Asp, H., Fikse, W. F., Strandberg, E. & Nilsson, K. (2014a). Genetic analysis of a temperament test as a tool to select against everyday life fearfulness in Rough Collie. *J. Anim. Sci.* **92**, 4843-4855.

- Avarguès-Weber, A. & Giurfa, M. (2014). Cognitive components of color vision in honey bees: how conditioning variables modulate color learning and discrimination. *Journal of Comparative Physiology A*, **200**(6), 449-461.
- Bachmann, I., Bernasconi, P., Herrmann, R., Weishaupt, M. A. & Stauffacher, M. (2003). Behavioural and physiological responses to an acute stressor in crib-biting and control horses. *Applied Animal Behaviour Science*, **82**(4), 297-311.
- Bailey, R. E. & Gillaspay, J. A. (2005). Operant psychology goes to the fair: Marian and Keller Breland in the popular press, 1947–1966. *The Behavior Analyst*, **28**(2), 143-159.
- Balleine, B. W. (2005). Neural basis of food-seeking: Affect, arousal, and reward in corticostriatal circuits. *Physiology & Behavior*, **86**, 717-730.
- Bannasch, D. L., Bannasch, M. J., Ryun, J. R., Famula, T. R. & Pedersen, N. C. (2005). Y chromosome haplotype analysis in purebred dogs. *Mammalian genome*, **16**(4), 273-280.
- Barnard, S., Siracusa, C., Reisner, I., Valsecchi, P. & Serpell, J. A. (2012). Validity of model devices used to assess canine temperament in behavioral tests. *Applied Animal Behaviour Science*, **138**(1), 79-87.
- Baron, A. & Galizio, M. (2005). Positive and negative reinforcement: Should the distinction be preserved?. *The Behavior Analyst*, **28**(2), 85-98.
- Barrett, H. C., Cosmides, L. & Tooby, J. (2010). Coevolution of cooperation, causal cognition and mindreading. *Communicative & Integrative Biology*, **3**(6), 522-524.
- Beeler, J. A., & Mourra, D. (2018). To do or not to do: dopamine, affordability and the economics of opportunity. *Frontiers in integrative neuroscience*, **12**, 6.
- Beerda, B., Schilder, M. B., van Hooff, J. A. & de Vries, H. W. (1997). Manifestations of chronic and acute stress in dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, **52**(3-4), 307-319.
- Beerda, B., Schilder, M. B. H., van Hooff, J. A. R. A. M., de Vries, H. W. & Mol, J. A. (1998). Behavioural, saliva cortisol and heart rate responses to different types of stimuli in dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, **58**(3), 365-381.
- Beerda, B., Schilder, M.B., Bernardina, W., van Hoof, J.A., de Vries, H.W. & Mol, J.A., (1999). Chronic stress in dogs subjected to social and spatial restriction: part II. Hormonal and immunological responses. *Physiol. Behav.* **66**, 243-254.

- Bell, A. M. (2007). Future directions in behavioural syndromes research. *Proc. Biol. Sci.* **274**, 755-761.
- Bekoff, M. (2000). Animal Emotions: Exploring Passionate Natures Current interdisciplinary research provides compelling evidence that many animals experience such emotions as joy, fear, love, despair, and grief - we are not alone. *BioScience*, **50**(10), 861-870.
- Belyaev D. K., Plyusnina I. Z. & Trut L. N. (1985). Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm): changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **13**, 359-370.
- Benus, R. F., Bohus, B., Koolhaas, J. M. & Van Oortmerssen, G. A. (1991). Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia*, **47**(10), 1008-1019.
- Benus, R. F., Koolhaas, J. M. & van Oortmerssen, G. A. (1992). Individual strategies of aggressive and non-aggressive male mice in encounters with trained aggressive residents. *Anim. Behav.* **43**, 531-540.
- Bergamasco, L., Osella, M. C., Savarino, P., Larosa, G., Ozella, L., Manassero, M., Badino, P., Odore, R., Barbero, R. & Re, G. (2010). Heart rate variability and saliva cortisol assessment in shelter dog: human-animal interaction effects. *Applied animal behaviour science*, **125**(1), 56-68.
- Bekris, S., Antoniou, K., Daskas, S. & Papadopoulou-Daifoti, Z. (2005). Behavioural and neurochemical effects induced by chronic mild stress applied to two different rat strains. *Behavioural brain research*, **161**(1), 45-59.
- Bihm, E. M., Gillaspay, J. A., Lammers, W. J. & Huffman, S. P. (2010). IQ Zoo and teaching operant concepts. *The Psychological record*, **60**(3), 523-526.
- Björnerfeldt, S., Webster, M. T. & Vilà, C. (2006). Relaxation of selective constraint on dog mitochondrial DNA following domestication. *Genome research*, **16**(8), 990-994.
- Blackwell, E. J., Bodnariu, A., Tyson, J., Bradshaw, J. W. S. & Casey, R. A. (2010). Rapid shaping of behaviour associated with high urinary cortisol in domestic dogs. *Applied animal behaviour science*, **124**(3-4), 113-120.
- Boissy, A., Manteuffel, G., Jensen, M. B., Moe, R. O., Spruijt, B., Keeling, L. J. ... & Bakken, M. (2007). Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & Behavior*, **92**(3), 375-397.

- Bolhuis J. E., Schouten W. G. P., Schrama J. W. & Wiegant V. M. (2005). Individual coping characteristics, aggressiveness and fighting strategies in pigs. *Anim. Behav.* **69** 1085-1091.
- Borell, E., Langbein, J., Després, G., Hansen, S., Leterrier, C., Marchant-Forde, J., ... & Valance, D. (2007). Heart rate variability as a measure of autonomic regulation of cardiac activity for assessing stress and welfare in farm animals - a review. *Physiology & Behavior*, **92**(3), 293-316.
- Bouton, M. E. (1994). Conditioning, remembering and forgetting. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **20**(3), 219.
- Bouton, M. E. (2021). Conditioning and learning. In: *Noba textbook series: Psychology*. Eds. R. Diener, B. & Diener E., DEF publishers, Champaigns. Retrieved from <http://noba.to/ajxhcqdr>
- Bradshaw, J. (2012). *Dog Sense: How the New Science of Dog Behavior Can Make You A Better Friend to Your Pet*. Hachette, UK.
- Brady, K., Cracknell, N., Zulch, H. & Mills, D. S. (2018). A systematic review of the reliability and validity of behavioural tests used to assess behavioural characteristics important in working dogs. *Frontiers in veterinary science*, **5**, 103.
- Bräuer, J., Silva, K. & Schweinberger, S. R. (2017). Communicating canine and human emotions. *Animal Sentience*, **2**(14), 7.
- Braun, S. & Hauber, W. (2013). Acute stressor effects on goal-directed action in rats. *Learning & Memory*, **20**(12), 700-709.
- Bray, E. E., MacLean, E. L. & Hare, B. A. (2015) Increasing arousal enhances inhibitory control in calm but not excitable dogs. *Anim Cogn*, **18**, 1317-1329.
- Bray, E. E., MacLean, E. L. & Hare, B. A. (2014). Context specificity of inhibitory control in dogs. *Anim Cogn*. **17**, 15-31.
- Bremhorst, A., Büttler, S., Würbel, H. & Riemer, S. (2018). Incentive motivation in pet dogs—preference for constant vs varied food rewards. *Scientific reports*, **8**(1), 1-10.
- Bremhorst, A., Sutter, N. A., Würbel, H., Mills, D. S. & Riemer, S. (2019). Differences in facial expressions during positive anticipation and frustration in dogs awaiting a reward. *Scientific Reports*, **9**(1), 1-13.

- Budzyńska, M. (2014). Stress reactivity and coping in horse adaptation to environment. *J. Equine Vet. Sci.* **8**, 935-994.
- Buchanan, T. W. & Lovallo, W. R. (2001). Enhanced memory for emotional material following stress-level cortisol treatment in humans. *Psychoneuroendocrinology*, **26**, 307-317.
- Buchanan, T. W., Bagley, S. L., Stansfield, R. B., & Preston, S. D. (2012). The empathic, physiological resonance of stress. *Social neuroscience*, **7**(2), 191-201.
- Buttner, A. P., Thompson, B., Strasser, R. & Santo, J. (2015). Evidence for a synchronization of hormonal states between humans and dogs during competition. *Physiol. Behav.* **147**, 54-62.
- Cadieu, E., Neff, M. W., Quignon, P., Walsh, K., Chase, K., Parker, H. G. ... & Wong, A. (2009). Coat variation in the domestic dog is governed by variants in three genes. *Science*, **326**(5949), 150-153.
- Caeiro, C., Guo, K. & Mills, D. (2017). Dogs and humans respond to emotionally competent stimuli by producing different facial actions. *Scientific reports*, **7**(1), 1-11.
- Camm, A. J., Malik, M., Bigger, J. T., Breithardt, G., Cerutti, S., Cohen, R. J., ... & Singer, D. (1996). Heart rate variability. Standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use. *Heart rate variability*, **93**(5), 1043-1065.
- Canejo-Teixeira, R., Almiro, P. A., Serpell, J. A., Baptista, L. V. & Niza, M. M. (2018). Evaluation of the factor structure of the Canine Behavioural Assessment and Research Questionnaire (C-BARQ) in European Portuguese. *PloS One*, **13**(12), 1-13.
- Careau, V., Réale, D., Humphries, M. M. & Thomas, D. W. (2010). The pace of life under artificial selection: personality, energy expenditure, and longevity are correlated in domestic dogs. *The American Naturalist*, **175**(6), 753-758.
- Carere C., Welink D., Drent, P. J., Koolhaas, J. M. & Groothuis, T. G. G. (2001). Effect of social defeat in a territorial bird (*Parus major*) selected for different coping styles. *Physiol. Behav.* **73**, 427-433.
- Carrier, L. O., Cyr, A., Anderson, R. E. & Walsh, C. J. (2013). Exploring the dog park: Relationships between social behaviours, personality and cortisol in companion dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, **146**(1-4), 96-106.
- Cavigelli S. A., Michael K. C. & Ragan C. M. (2013). Behavioral, physiological, and health biases in laboratory rodents. A basis for understanding mechanistic links between human

- personality and health. In *Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution*, eds. Carere, C. & Maestripieri D., University of Chicago Press, Chicago. 441-498.
- Cobb, M. L., Otto, C. M. & Fine, A. H. (2021). The animal welfare science of working dogs: current perspectives on recent advances and future directions. *Frontiers in Veterinary Science*, **8**, 1-13.
- Colwill, R. M. & Rescorla, R. A. (1986). Associative structures in instrumental learning. *Psychology of learning and motivation*, **20**, 55-104.
- Cook, P. F., Spivak, M. & Berns, G. (2016). Neurobehavioral evidence for individual differences in canine cognitive control: An awake fMRI study. *Animal cognition*, **19**(5), 867-878.
- Cooper, J. J., Cracknell, N., Hardiman, J., Wright, H. & Mills, D. (2014). The welfare consequences and efficacy of training pet dogs with remote electronic training collars in comparison to reward based training. *PLoS One*, **9**, 1-12.
- Coplan, J. D., Andrews, M. W., Rosenblum, L. A., Owens, M. J., Friedman, S., Gorman, J. M. & Nemeroff, C. B. (1996). Persistent elevations of cerebrospinal fluid concentrations of corticotropin-releasing factor in adult nonhuman primates exposed to early-life stressors: implications for the pathophysiology of mood and anxiety disorders. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **93**(4), 1619-1623.
- Coppens, C. M., De Boer, S. F. & Koolhaas, J. M. (2010). Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci*, **365**, 4021-4028.
- Coppinger, R., & Coppinger, L. (2001). *Dogs: A startling new understanding of canine origin, behavior & evolution*. Simon and Schuster, New York.
- Costantini, D., Ferrari, C., Pasquaretta, C., Cavallone, E., Carere, C., von Hardenberg, A., ... (2012). Interplay between plasma oxidative status, cortisol and coping styles in wild alpine marmots, *Marmota marmota*. *J. Exp. Biol*, **215**, 374-383.
- Crane, A. L., McGrane, C. E. & Mathis, A. (2012). Behavioral and physiological responses of Ozark Zigzag Salamanders to stimuli from an invasive Predator: the armadillo. *Int. J. Ecol*, - **2012**, 1-7.

- D'Souza, D. & Avati, A. (2021). Memory and Learning: Basic Concepts. In: *Neuro-Systemic Applications in Learning*, eds. Thomas, K. A., Kureethara, J. V. & Bhattacharyya S., Springer, Cham, Switzerland. 227-240.
- Dandolo, L. C. & Schwabe, L. (2016). Stress-induced cortisol hampers memory generalization. *Learning & Memory*, **23**(12), 679-683.
- Dantzer, R., Arnone, M. & Mormede, P. (1980). Effects of frustration on behaviour and plasma corticosteroid levels in pigs. *Physiology & Behavior*, **24**(1), 1-4.
- Dawkins, M. S. (2000). Animal minds and animal emotions. *American Zoologist*, **40**(6), 883-888.
- de Berker, A. O., Tirole, M., Rutledge, R. B., Cross, G. F., Dolan, R. J. & Bestmann, S. (2016). Acute stress selectively impairs learning to act. *Scientific Reports* **6**, 1-12.
- de Kloet, E. R., de Kloet, S. F., de Kloet, C. S. & de Kloet, A. D. (2019). Top- down and bottom-up control of stress-coping. *Journal of Neuroendocrinology*, **31**(3), 1-16.
- de Kloet, E. R., Joëls, M. & Holsboer, F. (2005). Stress and the brain: from adaptation to disease. *Nature reviews Neuroscience*, **6**(6), 463-475.
- de Kloet, E. R., Oitzl, M. S. & Joëls, M. (1999). Stress and cognition: are corticosteroids good or bad guys?. *Trends in neurosciences*, **22**(10), 422-426.
- de Waal, F. B. (2008). Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy. *Annu. Rev. Psychol.*, **59**, 279-300.
- Désiré, L., Boissy, A. & Veissier, I.(2002). Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes*, **60**, 165-180.
- Diamond, D. M., Campbell, A. M., Park, C. R., Halonen, J. & Zoladz, P. R. (2007). The temporal dynamics model of emotional memory processing: a synthesis on the neurobiological basis of stress-induced amnesia, flashbulb and traumatic memories, and the Yerkes-Dodson law. *Neural plasticity*, **2007**, 1-33.
- Diamond, D. M., Campbell, A. M., Park, C. R., Woodson, J. C., Conrad, C. D., Bachstetter, A. D. & Mervis, R. F. (2006). Influence of predator stress on the consolidation versus retrieval of long-term spatial memory and hippocampal spinogenesis. *Hippocampus*, **16**(7), 571-576.

- Dias-Ferreira, E., Sousa, J. C., Melo, I., Morgado, P., Mesquita, A. R., Cerqueira, J. J., ... & Sousa, N. (2009). Chronic stress causes frontostriatal reorganization and affects decision-making. *Science*, **325**(5940), 621-625.
- Dickinson, A. (1985). Actions and habits: the development of behavioural autonomy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, **308**(1135), 67-78.
- Dickinson, A. & Balleine, B. (1994). Motivational control of goal-directed action. *Animal Learning & Behavior*, **22**(1), 1-18.
- Dillon, D. G., Holmes, A. J., Birk, J. L., Brooks, N., Lyons- Ruth, K. & Pizzagalli, D. A. (2009) Childhood adversity is associated with left basal ganglia dysfunction during reward anticipation in adulthood. *Biol Psychiatry*, **66**, 206-213.
- DiPietro, J. A., Costigan, K. A., Pressman, E. K. & Doussard-Roosevelt, J. A. (2000). Antenatal origins of individual differences in heart rate. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology*, **37**(4), 221-228.
- Diverio, S., Menchetti, L., Riggio, G., Azzari, C., Iaboni, M., Zasso, R., ... & Santoro, M. M. (2017). Dogs' coping styles and dog-handler relationships influence avalanche search team performance. *Applied animal behaviour science*, **191**, 67-77.
- Dorey, N. R., Blandina, A. & Udell, M. A. (2020). Clicker training does not enhance learning in mixed-breed shelter puppies (*Canis familiaris*). *Journal of Veterinary Behavior*, **39**, 57-63.
- Dorey, N. R., Udell, M. A. & Wynne, C. D. (2009). Breed differences in dogs sensitivity to human points: a meta-analysis. *Behavioural Processes*, **81**(3), 409-415.
- Dorman, D., Foster, M., Fernhoff, K. & Hess, P. (2017). Canine scent detection of canine cancer: a feasibility study. *Vet Med*, **8**, 69-76.
- Doxey, S. & Boswood, A. (2004). Differences between breeds of dog in a measure of heart rate variability. *Veterinary Record*, **154**, 713-717.
- Dreger, D. L., Rimbault, M., Davis, B. W., Bhatnagar, A., Parker, H. G. & Ostrander, E. A. (2016). Whole-genome sequence, SNP chips and pedigree structure: building demographic profiles in domestic dog breeds to optimize genetic-trait mapping. *Disease Models & Mechanisms*, **9**(12), 1445-1460.

- Dreschel, N. A. & Granger, D. A. (2005). Physiological and behavioral reactivity to stress in thunderstorm-phobic dogs and their caregivers. *Applied Animal Behaviour Science*, **95**(3), 153-168.
- Eizirik, E., Murphy, W. J., Koepfli, K. P., Johnson, W. E., Dragoo, J. W., Wayne, R. K. & O'Brien, S. J. (2010). Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**(1), 49-63.
- Erdőhegyi, Á., Topál, J., Virányi, Z. & Miklósi, Á. (2007). Dog-logic: inferential reasoning in a two-way choice task and its restricted use. *Animal Behaviour*, **74**(4), 725-737.
- Ericsson, M. & Jensen, P. (2016). Domestication and ontogeny effects on the stress response in young chickens (*Gallus gallus*). *Scientific Reports*. **6**, 1-7.
- Essler, J. L., Kane S. A., Nolan, P., Akaho, E. H., Berna, A. Z., de Angelo, A., ...(2021). Discrimination of SARS-CoV-2 infected patient samples by detection dogs: a proof of concept study. *PLoS One*, **16**, 1-14.
- Essner, A., Sjöström, R., Ahlgren, E. & Lindmark, B. (2013). Validity and reliability of Polar RS800CX heart rate monitor, measuring heart rate in dogs during standing position and at trot on a treadmill. *Physiology & Behavior*, **114**, 1-5.
- Falk, J. L. (1971). The nature and determinants of adjunctive behavior. *Physiology & Behavior*, **6**(5), 577-588.
- Fallahsharoudi, A., de Kock, N., Johnsson, M., Ubhayasekera, S. J. K. A., Bergquist, J., Wright D., ... (2015). Domestication effects on stress induced steroid secretion and adrenal gene expression in chickens. *Scientific Reports*, **5**, 1-10.
- Fallani, G., Previde, E. P. & Valsecchi, P. (2007). Behavioral and physiological responses of guide dogs to a situation of emotional distress. *Physiology & Behavior*, **90**(4), 648-655.
- Fan, Z., Silva, P., Gronau, I., Wang, S., Armero, A. S., Schweizer, R. M., ... & Du, L. (2016). Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves. *Genome Research*, **26**(2), 163-173.
- Feddersen-Petersen, D. U. (2007). Social behaviour of dogs and related canids. In: *The behavioural biology of dogs*, eds. P. Jensen, CABI International Press, Oxfordshire, 105-119.

- Fernandez, E. J. & Martin, A. L. (2021). Animal Training, Environmental Enrichment, and Animal Welfare: A History of Behavior Analysis in Zoos. *Journal of Zoological and Botanical Gardens*, **2**(4), 531-543.
- Ferrari, C., Pasquaretta, C., Carere, C., Cavallone, E., von Hardenberg, A. & Réale D. (2013). Testing for the presence of coping styles in a wild mammal. *Anim. Behav.* **85**, 1385-1396.
- Firnkes, A., Bartels, A., Bidoli, E. & Erhard, M. (2017). Appeasement signals used by dogs during dog-human communication. *Journal of Veterinary Behavior*, **19**, 35-44.
- Fortin, M., Valenchon, M., Lévy, F., Calandreau, L., Arnould, C. & Lansade, L. (2018). Emotional state and personality influence cognitive flexibility in horses (*Equus caballus*). *Journal of Comparative Psychology*. **132**(2), 130-140.
- Fournier, M., d'Arripe-Longueville, F. & Radel, R. (2017). Effects of psychosocial stress on the goal-directed and habit memory systems during learning and later execution. *Psychoneuroendocrinology*, **77**, 275-283
- Fox, M. W. (1971). The Behaviour of Wolves, Dogs, and Related Canids. Harper & Row Publishers, New York.
- Frank, E., Salchner, P., Aldag, J. M., Salomé, N., Singewald, N., Landgraf, R., ... (2006). Genetic predisposition to anxiety-related behavior determines coping style, neuroendocrine responses, and neuronal activation during social defeat. *Behav. Neurosci.* **120**, 60-71.
- Frankenhuis, W. E., Panchanathan, K. & Nettle, D. (2016) Cognition in harsh and unpredictable environments. *Curr Opin Psychol*, **7**, 76-80.
- Freedman, A. H., Gronau, I., Schweizer, R. M., Ortega-Del Vecchyo, D., Han, E., Silva, P. M., ... & Beale, H. (2014). Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLoS Genet*, **10**(1), 1-12.
- Friedman, S. G. (2012). He said, she said, science says. *JACAB*, **5**(1), 25.
- Fugazza, C., Pogány, Á. & Miklósi, Á. (2016). Recall of Others' actions after incidental encoding reveals episodic-like memory in dogs. *Curr Biol*, **26**, 3209-3213.
- Fugazza, C. & Miklósi, Á. (2014). Deferred imitation and declarative memory in domestic dogs. *Animal Cognition*, **17**(2), 237-247.

- Fukuzawa, M., Mills, D. S. & Cooper, J. J. (2005). The effect of human command phonetic characteristics on auditory cognition in dogs (*Canis familiaris*). *J Comp Psychol*, **119**, 117-120.
- Gácsi, M., Maros, K., Sernkvist, S., Farago, T. & Miklosi, A. (2013). Human analogue safe haven effect of the owner: behavioural and heart rate response to stressful social stimuli in dogs. *PLoS One*, **8**(3), 1-9.
- Gácsi, M., Topál, J., Miklósi, Á., Dóka A. & Csányi, V. (2001). Attachment behavior of adult dogs (*Canis familiaris*) living at rescue centers: forming new bonds. *J Comp Psycho.* **115**, 423-431.
- Gazzano, A., Mariti, C., Papi, F., Falaschi, C., Foti, S. & Ducci, M. (2010). Are domestic dogs able to calm conspecifics by using visual communication?. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **5**(1), 28-29.
- Germonpré, M., Sablin, M. V., Stevens, R. E., Hedges, R. E., Hofreiter, M., Stiller, M. & Després, V. R. (2009). Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: osteometry, ancient DNA and stable isotopes. *Journal of Archaeological Science*, **36**(2), 473-490.
- Glenk, L. M., Kothgassner, O. D., Stetina, B. U., Palme, R., Kepplinger, B. & Baran, H. (2013). Therapy dogs' salivary cortisol levels vary during animal-assisted interventions. *Animal Welfare*, **22**(3), 369-378.
- Glenk, L. M. (2017). Current perspectives on therapy dog welfare in animal-assisted interventions. *Animals*, **7**(2), 7.
- Goff, B., Gee, D. G., Telzer, E. H., Humphreys, K. L., Gabard-Durnam, L., Flannery, J. & Tottenham, N. (2013) Reduced nucleus accumbens reactivity and adolescent depression following early-life stress. *Neuroscience*, **249**, 129-138.
- Goldfarb, E. V. & Phelps, E. A. (2017). Stress and the trade-off between hippocampal and striatal memory. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, **14**, 47-53.
- Goldfarb, E. V., Mendelevich, Y. & Phelps, E. A. (2017). Acute stress time-dependently modulates multiple memory systems. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **29**(11), 1877-1894.
- Goodman, P. A. & Klinghammer, E. (1990). Wolf ethogram. Ethology Series Number 3, revised. North American Wildlife Park Foundation, Battle Ground, Indiana, USA.

- Goodwin, D., Bradshaw, J. W. S. & Wickens, S.M. (1997). Paedomorphosis affects agonistic visual signals of domestic dogs. *Animal behaviour*, **53**(2), 297-304
- Graham, F. K. & Clifton, R. K. (1966). Heart-rate change as a component of the orienting response. *Psychol. Bull.*, **65**, 305-320.
- Grandjean, D., Sarkis, R., Lecoq-Julien, C., Benard, A., Roger, V., Levesque, E., ... (2020). Can the detection dog alert on COVID-19 positive persons by sniffing axillary sweat samples? a proof-of-concept study. *PLoS One*. (2020) 1-19.
- Gray, M. M., Sutter, N. B., Ostrander, E. A. & Wayne, R. K. (2010). The IGF1small dog haplotype is derived from Middle Eastern grey wolves. *BMC biology*, **8**(1), 16.
- Graybiel, A. M. (2008). Habits, rituals, and the evaluative brain. *Annu. Rev. Neurosci.*, **31**, 359-387.
- Guilherme Fernandes, J., Olsson, I. A. S. & Vieira de Castro, A. C. (2017). Do aversive-based training methods actually compromise dog welfare?: A literature review. *Appl Anim Behav Sci*, **196**, 1-12.
- Hagen, K., Langbein, J., Schmied, C., Lexer, D. & Waiblinger, S. (2005). Heart rate variability in dairy cows - influences of breed and milking system. *Physiology & Behavior*, **85**(2), 195-204.
- Hanoch, Y. & Vitouch, O. (2004). When less is more: Information, emotional arousal and the ecological reframing of the Yerkes-Dodson law. *Theory & Psychology*, **14**(4), 427-452.
- Hanson, J. L., van den Bos, W., Roeber, B. J., Rudolph, K. D., Davidson, R. J. & Pollak, S. D. (2017) Early adversity and learning: implications for typical and atypical behavioral development. *J Child Psychol Psychiatry*, **58**, 770-778.
- Hare, B., Wobber, V. & Wrangham, R. (2012). The self-domestication hypothesis: evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression. *Anim. Behav*, **83**, 573-585.
- Hare, B. & Tomasello, M. (2005). Human-like social skills in dogs?. *Trends in cognitive sciences*, **9**(9), 439-444.
- Hare, B. & Woods, V. (2013). *The Genius of Dogs: Discovering the Unique Intelligence of Man's Best Friend*. Simon and Schuster, New York.
- Hare, B., Brown, M., Williamson, C. & Tomasello, M. (2002). The domestication of social cognition in dogs. *Science*, **298**(5598), 1634-1636.

- Hare, B., Rosati, A., Kaminski, J., Bräuer, J., Call, J. & Tomasello, M. (2010). The domestication hypothesis for dogs' skills with human communication: a response to Udell et al.(2008) and Wynne et al.(2008). *Animal Behaviour*, **79**(2), 1-6.
- Hare, E., Kelsey, K. M., Serpell, J. A. & Otto, C. M. (2018). Behavior differences between search-and-rescue and pet dogs. *Frontiers in veterinary science*, **5**, 118.
- Harms, M. B., Shannon-Bowen, K., Hanson, J. D. & Pollak, S. D. (2017) Instrumental learning and cognitive flexibility processes are impaired in children exposed to early life stress. *Developmental Science*, **21**(4), 1-13.
- Harms, M. B. (2017). Stress and Exploitative decision-making. *Journal of Neuroscience*, **37**(42), 10035-10037.
- Harris, G., Susta, F., Beran, J., Lukavska, M. & Zelinkova, A. (2020). Setting them to succeed - keep them thinking. *IMATA Soundings* **45**(3), 1-5.
- Harris, G. 2016. *Touching Animal Souls: Life Lessons from the Animal World*. Kima Global Publishers, Clovelly.
- Harris, G. 2017. *Animal Grace: An Ethical Communication Workbook*. Kima Global Publishers, Clovelly.
- Harris, L. T. (2017). Do we understand what it means for dogs to experience emotion?. *Animal Sentience*, **2**(14), 8.
- Harvey, N. D., Craigon, P. J., Blythe, S. A., England, G. C. & Asher, L. (2016). Social rearing environment influences dog behavioral development. *Journal of Veterinary Behavior*, **16**, 13-21.
- Haug, L. I. (2008). Canine aggression toward unfamiliar people and dogs. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, **38**(5), 1023-1041.
- Haugh, C. V. & Walker, M. M. (1998). Magnetic discrimination learning in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *The Journal of Navigation*, **51**(1), 35-45.
- Hawley, W. R., Grissom, E. M. & Dohanich, G. P. (2011). The relationships between trait anxiety, place recognition memory, and learning strategy. *Behavioural brain research*, **216**(2), 525-530.
- Helton, W. S. (2009). Cephalic index and perceived dog trainability. *Behavioural Processes*, **82**(3), 355-358.

- Helton, W. S. & Helton, N. D. (2010). Physical size matters in the domestic dog's (*Canis lupus familiaris*) ability to use human pointing cues. *Behavioural Processes*, **85**(1), 77-79.
- Hennessy, M. B., Davis, H. N., Williams, M. T., Mellott, C. & Douglas, C. W. (1997). Plasma cortisol levels of dogs at a county animal shelter. *Physiology & Behavior*, **62**(3), 485-490.
- Herborn, K. A., Coffey, J., Larcombe, S. D., Alexander, L. & Arnold, K. E. (2011). Oxidative profile varies with personality in European greenfinches. *J. Exp. Biol*, **214**, 1732-1739.
- Hermans, E. J., Van Marle, H. J., Ossewaarde, L., Henckens, M. J., Qin, S., Van Kesteren, M. T., ... & Fernández, G. (2011). Stress-related noradrenergic activity prompts large-scale neural network reconfiguration. *Science*, **334**(6059), 1151-1153.
- Hewson, C. J., Hiby, E. F. & Bradshaw, J. W. S. (2007). Assessing quality of life in companion and kennelled dogs: A critical review. *Animal Welfare*, **16**, 89-95.
- Hiby, E. F., Rooney, N. J. & Bradshaw, J. W. (2006). Behavioural and physiological responses of dogs entering re-homing kennels. *Physiology & Behavior*, **89**(3), 385-391.
- Holland, P. C. (2004). Relations between Pavlovian-instrumental transfer and reinforcer devaluation. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **30**, 104-117.
- Hollon, N. G., Burgeno, L. M. & Phillips, P. E. (2015). Stress effects on the neural substrates of motivated behavior. *Nature neuroscience*, **18**(10), 1405-1412.
- Hopster, H., Bruckmaier, R. M., van der Werf, J. T., Korte, S. M., Macuhova, J., Korte-Bouws, G., ... (2002). Stress responses during milking: comparing conventional and automatic milking in primiparous dairy cows. *J Dairy Sci*, **85**, 3206-3216.
- Horn, L., Huber, L. & Range, F. The importance of the secure base effect for domestic dogs - evidence from a manipulative problem-solving task. *PLoS One*, **8**, 1-10.
- Horowitz, A. (2014). *Domestic Dog Cognition and Behavior*. Springer, Berlin.
- Horowitz, Alexandra. (2010). *Inside of a dog: What dogs see, smell, and know*. Simon and Schuster, New York.
- Horváth, Z., Igyártó, B. Z., Magyar, A. & Miklósi, Á. (2007). Three different coping styles in police dogs exposed to a short-term challenge. *Horm. Behav.* **5**, 621-630.
- Hsu, Y. Y. & J. A. Serpell, 2003 Development and validation of a questionnaire for measuring behavior and temperament traits in pet dogs. *J. Am. Vet. Med. Assoc*, **223**, 1293-1300.

- Huether, G. (1996). The central adaptation syndrome: psychosocial stress as a trigger for adaptive modifications of brain structure and brain function. *Progress in neurobiology*, **48**(6), 569-612.
- Humphreys, K. L., Lee, S. S., Telzer, E. H., Gabard-Durnam, L. J., Goff, B., Flannery, J. & Tottenham, N. (2015) Exploration-exploitation strategy is dependent on early experience. *Dev Psycho-biol*, **57**, 313-321.
- Chance, P. (2013). *Learning and behavior*. Cengage Learning, Belmont, USA.
- Chiandetti, C., Avella, S., Fongaro, E. & Cerri, F. (2016). Can clicker training facilitate conditioning in dogs?. *Applied Animal Behaviour Science*, **184**, 109-116.
- China, L., Mills, D. S. & Cooper, J. J. (2020). Efficacy of dog training with and without remote electronic collars vs. a focus on positive reinforcement. *Front Vet Sci*, **7**, 508.
- Chrousos, G. P. (2009). Stress and disorders of the stress system. *Nature reviews endocrinology*, **5**(7), 374-381.
- Ilska, J., Haskell, M. J., Blott, S. C., Sánchez-Molano, E., Polgar, Z., Lofgren, S. E., ... & Wiener, P. (2017). Genetic characterization of dog personality traits. *Genetics*, **206**(2), 1101-1111.
- Inagaki, K., Shimizu, T., & Sakairi, Y. (2018). Effects of posture regulation on mood states, heart rate and test performance in children. *Educational Psychology*, **38**(9), 1129-1146.
- Ironside, M., Kumar, P., Kang, M. & Pizzagalli, D. (2018). Brain mechanisms mediating effects of stress on reward sensitivity. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, **22**, 106-113.
- Ishiguro, A., Inagaki, M. & Kaga, M. (2007). Stereotypic circling behavior in mice with vestibular dysfunction: asymmetrical effects of intrastriatal microinjection of a dopamine agonist. *International Journal of Neuroscience*, **117**(7), 1049-1064.
- Jezierski, T. (2016). Detection of human cancer by dogs. *Canine Olfaction Sci Law*, **79**, 375-388.
- Joëls, M. & Baram, T. Z. (2009). The neuro-symphony of stress. *Nature reviews Neuroscience*, **10**(6), 459-466.
- Joëls, M., Pu, Z., Wiegert, O., Oitzl, M. S. & Krugers, H. J. (2006). Learning under stress: how does it work?. *Trends in cognitive sciences*, **10**(4), 152-158.

- Johnson J. C. & Sih A. (2005). Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behav. Ecol. Sociobiol*, **58** 390-396.
- Joly-Mascheroni, R. M., Senju, A. & Shepherd, A. J. (2008). Dogs catch human yawns. *Biology Letters*, **4**(5), 446-448.
- Jonckheer-Sheehy, V. S. M., Vinke, C. M. & Ortolani, A. (2012). Validation of a Polar human heart rate monitor for measuring heart rate and heart rate variability in adult dogs under stationary conditions. *Journal of Veterinary Behavior*, **7**, 205-212.
- Jones, A. C. & Gosling, S. D. (2005). Temperament and personality in dogs (*Canis familiaris*): a review and evaluation of past research. *Applied Animal Behaviour Science*, **95**(1), 1-53.
- Kaminski, J. & Marshall-Pescini, S. (2014). The social dog: behavior and cognition. Elsevier Academic Press, USA.
- Kaminski, J., Tempelmann, S., Call, J. & Tomasello, M. (2009). Domestic dogs comprehend human communication with iconic signs. *Developmental Science*, **12**(6), 831-837.
- Katahira, K., Fujimura, T., Matsuda, Y. T., Okanoya, K. & Okada, M. (2014). Individual differences in heart rate variability are associated with the avoidance of negative emotional events. *Biological psychology*, **103**, 322-331.
- Kato, K. & Pedersen, N. L. (2005). Personality and coping: A study of twins reared apart and twins reared together. *Behavior genetics*, **35**(2), 147-158.
- Kautzner, J., Hnatkova, K., Staunton, A., Camm, A. J. & Malik, M. (1995). Day-to-day reproducibility of time-domain measures of heart rate variability in survivors of acute myocardial infarction. *The American journal of cardiology*, **76**(4), 309-312.
- Kempermann, G. (2012). New neurons for 'survival of the fittest'. *Nature reviews neuroscience*, **13**(10), 727-736.
- Kennedy, J. S. (1985). Displacement activities and post-inhibitory rebound. *Animal Behaviour*, **33**(4), 1375-1377.
- Kerswell, K. J., Bennett, P. J., Butler, K. L. & Hemsworth, P. H. (2009). Self-reported comprehension ratings of dog behavior by puppy owners. *Anthrozoös*, **22**(2), 183-193.

- Kim, J. J., Lee, H. J., Han, J. S. & Packard, M. G. (2001). Amygdala is critical for stress-induced modulation of hippocampal long-term potentiation and learning. *Journal of Neuroscience*, **21**(14), 5222-5228.
- King, T., Hemsworth, P. H., Coleman, G. J. (2003). Fear of novel and startling stimuli in domestic dogs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **82**, 45-64.
- Knowlton, B. J., Mangels, J. A. & Squire, L. R. (1996). A neostriatal habit learning system in humans. *Science*, **273**(5280), 1399-1402.
- Koler-Matznick, J., Brisbin, I. L., & Feinstein, M. (2005). An Ethogram for the New Guinea Singing (Wild) Dog (*Canis hallstromi*). The New Guinea Singing Dog Conservation Society, USA. **2005**(3), 1-49.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., de Boer, S. F., van der Vegt, B. J., van Reenen, C. G., Hopster, H., ... (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **23**, 925-935.
- Koolhaas, J. M., Bartolomucci, A., Buwalda, B., de Boer, S. F., Flügge, G., Korte, S. M., ... & Fuchs, E. (2011). Stress revisited: a critical evaluation of the stress concept. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **35**(5), 1291-1301.
- Koolhaas, J. M. (2008). Coping style and immunity in animals: making sense of individual variation. *Brain, behavior, and immunity*, **22**(5), 662-667.
- Kubinyi, E., Topál, J., Miklósi, A. & Csányi, V. (2003). Dogs (*Canis familiaris*) learn their owners via observation in a manipulation task. *Journal of Comparative Psychology*, **117**(2), 156.
- Kuhne, F., Hoessler, J. C. & Struwe, R. (2012a). Affective behavioural responses by dogs to tactile human-dog interactions. *Berliner und Münchener tierärztliche Wochenschrift*, **125**(9-10), 371-378.
- Kuhne, F., Höbner, J. C. & Struwe, R. (2012b). Effects of human-dog familiarity on dogs behavioural responses to petting. *Applied animal behaviour science*, **142**(3), 176-181.
- Kuhne, F., Höbner, J. C. & Struwe, R. (2014a). Behavioral and cardiac responses by dogs to physical human–dog contact. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **9**(3), 93-97.

- Kuhne, F., Hößler, J. C. & Struwe, R. (2014b). Emotions in dogs being petted by a familiar or unfamiliar person: Validating behavioural indicators of emotional states using heart rate variability. *Applied Animal Behaviour Science*, **161**, 113-120.
- Kuhne, F., Struwe, R. & Balzer, H. U. (2009). Noninvasive assessment of specific strain in dogs. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **4**(2), 92.
- Künzl, C. & Sachser, N. (1999). The behavioral endocrinology of domestication: a comparison between the domestic guinea pig (*Cavia aperea* f. *porcellus*) and its wild ancestor, the cavy (*Cavia aperea*). *Horm. Behav.* **35**, 28-37.
- Kupfer, A. S., Allen, R. & Malagodi, E. F. (2008). Induced attack during fixed-ratio and matched-time schedules of food presentation. *Journal of the experimental analysis of behavior*, **89**(1), 31-48.
- Ladd, C. O., Huot, R. L., Thirvikraman, K. V., Nemeroff, C. B. & Plotsky, P. M. (2004). Long-term adaptations in glucocorticoid receptor and mineralocorticoid receptor mRNA and negative feedback on the hypothalamo-pituitary-adrenal axis following neonatal maternal separation. *Biological psychiatry*, **55**(4), 367-375.
- Landsberg, G., Hunthausen, W., Ackerman, L., (2004). Handbook of behavior problems of the dog and cat, 2nd Ed. Elsevier Saunders, Edinburgh, UK. 1-199.
- Langbein, J., Nürnberg, G. & Manteuffel, G. (2004). Visual discrimination learning in dwarf goats and associated changes in heart rate and heart rate variability. *Physiology & Behavior*, **82**(4), 601-609.
- Langbein, J., Nürnberg, G., Puppe, B. & Manteuffel, G. (2006). Self-controlled visual discrimination learning of group-housed dwarf goats (*Capra hircus*): behavioral strategies and effects of relocation on learning and memory. *Journal of Comparative Psychology*, **120**(1), 58.
- Lansade, L., Marchand, A. R., Coutureau, E., Ballé, C., Polli, F. & Calandreau, L. (2017). Personality and predisposition to form habit behaviours during instrumental conditioning in horses (*Equus caballus*). *PloS one*, **12**(2), 1-16.
- Larson, G. & Fuller, D. Q. (2014). The evolution of animal domestication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **45**, 115-136.
- Lazarus, R. S. (1993). Coping theory and research: past, present, and future. *Psychosom. Med.* **55**, 234-247.

- Lensen, R. C., Betremieux, C., Bavegems, V., Sys, S. U., Moons, C. P. & Diederich, C. (2017). Validity and reliability of cardiac measures during behavioural tests in pet dogs at home. *Applied animal behaviour science*, **186**, 56-63.
- Lensen, R. C., Moons, C. P. & Diederich, C. (2019). Physiological stress reactivity and recovery related to behavioral traits in dogs (*Canis familiaris*). *PloS one*, **14**(9), 1-15.
- Leonard, J. A., Wayne, R. K., Wheeler, J., Valadez, R., Guillén, S. & Vila, C. (2002). Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs. *Science*, **298**(5598), 1613-1616.
- Levine S. (2005). Developmental determinants of sensitivity and resistance to stress. *Psychoneuroendocrinology*, **30**, 939-946.
- Lind, A. K., Hydbring-Sandberg, E., Forkman, B. & Keeling, L. J. (2017). Assessing stress in dogs during a visit to the veterinary clinic: Correlations between dog behavior in standardized tests and assessments by veterinary staff and owners. *Journal of Veterinary Behavior*, **17**, 24-31.
- Lindblad-Toh, K., Wade, C. M., Mikkelsen, T. S., Karlsson, E. K., Jaffe, D. B., Kamal, M., ... & Mauceli, E. (2005). Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature*, **438**(7069), 803-819.
- Lindsay, S. R. (2001). *Handbook of Applied Dog Behavior and Training: Vol. 2: Etiology and Assessment of Behavior Problems*, Iowa State University Press, USA.
- Lisman, J. & Sternberg, E. J. (2013). Habit and nonhabit systems for unconscious and conscious behavior: implications for multitasking. *Journal of cognitive neuroscience*, **25**(2), 273-283.
- Liston, C., McEwen, B. S. & Casey, B. J. (2009). Psychosocial stress reversibly disrupts prefrontal processing and attentional control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(3), 912-917.
- Lo, K. H. & Roberts, W. A. (2019). Dogs (*Canis familiaris*) use odor cues to show episodic-like memory for what, where, and when. *J Comp Psychol*, **133**, 428-441.
- Loijens, L. W. S, Janssens, C. J. J. G, Schouten, W. G. P & Wiegant, V. M. (2002). Opioidactivity in behavioral and heart rate responses of tethered pigs to acute stress. *Physiol Behav*, **75**, 621-626.

- Lopez, S. A. & Flagel, S. B. (2021). A proposed role for glucocorticoids in mediating dopamine-dependent cue-reward learning. *Stress*, **24**(2), 154-167.
- Luescher, A. U. & Reisner, I. R. (2008). Canine aggression toward familiar people: a new look at an old problem. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, **38**(5), 1107-1130.
- Lukavská, M. (2016). Stres v rané ontogenezi a jeho vliv na rozvoj kognitivních schopností u zvířat. (Bakalářská práce. Univerzita Karlova)
- Lupien, S. J., McEwen, B. S., Gunnar, M. R. & Heim, C. (2009). Effects of stress throughout the lifespan on the brain, behaviour and cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, **10**(6), 434-445.
- Maestripieri, D., Schino, G., Aureli, F. & Troisi, A. (1992). A modest proposal: displacement activities as an indicator of emotions in primates. *Animal Behaviour*, **44**(5), 967-979.
- Malmström, H., Vilà, C., Gilbert, M. T. P., Storå, J., Willerslev, E., Holmlund, G. & Götherström, A. (2008). Barking up the wrong tree: modern northern European dogs fail to explain their origin. *BMC Evolutionary Biology*, **8**(1), 71.
- Mariti, C., Falaschi, M., Zilocchi, B., Carlone, A. & Gazzano, A. (2014) Analysis of calming signals in domestic dogs: Are they signals and are they calming? *Journal of Veterinary Behavior* **9**, 1-19.
- Mariti, C., Gazzano, A., Moore, J. L., Baragli, P., Chelli, L. & Sighieri, C. (2012). Perception of dogs' stress by their owners. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **7**(4), 213-219.
- Mariti, C., Papi, F., Ducci, M., Sighieri, C., Martelli, F. & Gazzano, A. (2010). Domestic dogs display calming signals more frequently towards unfamiliar rather than familiar dogs. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **5**(1), 62-63.
- Maros, K., Dóka, A. & Miklósi, Á. (2008). Behavioural correlation of heart rate changes in family dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, **109**(2-4), 329-341.
- Marshall-Pescini S, Frazzi C, Valsecchi P. (2016). The effect of training and breed group on problem-solving behaviours in dogs. *Anim Cogn*, **19**, 571-579.

- Marshall-Pescini S, Valsecchi P, Petak I, Accorsi PA & Previde EP. (2008). Does training make you smarter? the effects of training on dogs' performance (*Canis familiaris*) in a problem solving task. *Behav Process*, **78**, 449-454.
- Martin, S. & Friedman, I. S. (2004). Training animals: The art of science. American Behavior Management Alliance conference, Baltimore, Maryland.
- Mateo, J. M. (2008). Inverted-U shape relationship between cortisol and learning in ground squirrels. *Neurobiology of learning and memory*, **89**(4), 582-590.
- Matthews, G. & Campbell, S. E. (2009). Sustained performance under overload: personality and individual differences in stress and coping. *Theoretical Issues in Ergonomics Science*, **10**(5), 417-442.
- Mayer, S. E., Snodgrass, M., Liberzon, I., Briggs, H., Curtis, G. C. & Abelson, J. L. (2017). The psychology of HPA axis activation: examining subjective emotional distress and control in a phobic fear exposure model. *Psychoneuroendocrinology*, **82**, 189-198.
- McEwen, B. S. & Sapolsky, R. M. (1995). Stress and cognitive function. *Current opinion in neurobiology*, **5**(2), 205-216.
- McEwen, B. S. & Wingfield, J. C. (2010). What's in a name? Integrating homeostasis, allostasis and stress. *Hormones and behavior*, **57**(2), 105.
- McEwen, B. S. (2003). Mood disorders and allostatic load. *Biological psychiatry*, **54**(3), 200-207.
- McEwen, B. S. (2008). Central effects of stress hormones in health and disease: Understanding the protective and damaging effects of stress and stress mediators. *European journal of pharmacology*, **583**(2-3), 174-185.
- McFarland, D. J. (1966). The role of attention in the disinhibition of displacement activities. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **18**(1), 19-30.
- McGaugh, J. L. (2000). Memory - a century of consolidation. *Science*, **287**(5451), 248-251.
- McIlwrick, S., Rechenberg, A., Matthes, M., Burgstaller, J., Schwarzbauer, T., Chen, A. & Touma, C. (2016). Genetic predisposition for high stress reactivity amplifies effects of early-life adversity. *Psychoneuroendocrinology*, **70**, 85-97.

- McKinley, S. & Young, R. J. (2003). The efficacy of the model–rival method when compared with operant conditioning for training domestic dogs to perform a retrieval–selection task. *Applied Animal Behaviour Science*, **81**(4), 357-365.
- McSweeney, F. K. & Murphy, E. S. (2014). The Wiley Blackwell handbook of operant and classical conditioning. John Wiley & Sons, UK.
- McVicar, A., 2003. Workplace stress in nursing: a literature review. *J. Adv. Nurs.* **44**, 633-642.
- Merola, I., Prato-Previde, E. & Marshall-Pescini, S. (2012). Dogs’ Social Referencing towards Owners and Strangers. *PLoS One*, **7**(10), 1-9.
- Miklósi, A., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z. & Csányi, V. (2003). A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Curr Biol*, **13**, 763-766.
- Miklósi, A. (2009). Evolutionary approach to communication between humans and dogs. *Veterinary research communications*, **33**(1), 53-59.
- Miklósi, Á., Polgárdi, R., Topál, J. & Csányi, V. (2000) Intentional behaviour in dog–human communication: an experimental analysis of “showing” behaviour in the dog. *Anim Cogn*, **3**, 159-166.
- Miklósi, Á. (2014). Dog behaviour, evolution, and cognition. OUP, Oxford.
- Miklósi, Á., Polgárdi, R., Topál, J. & Csányi, V. (1998). Use of experimentergiven cues in dogs. *Animal cognition*, **1**(2), 113-121.
- Miller, H. C., Rayburn-Reeves, R. & Zentall, T. R. (2009). Imitation and emulation by dogs using a bidirectional control procedure. *Behavioural Processes*, **80**(2), 109-114.
- Mohr, E., Langbein, J. & Nurnberg, G. (2002). Heart rate variability: a noninvasive approach to measure stress in calves and cows. *Physiol. Behav.* **75**, 251-259.
- Molnár, C., Pongrácz, P., Faragó, T., Dóka, & A., Miklósi, A. (2009). Dogs discriminate between barks: the effect of context and identity of the caller. *Behav Processes*, **82**, 198-201.
- Moon-Fanelli, A. (2005). Canine compulsive Behavior: An overview and phenotypic description of tail chasing in bull terriers. National Parent Club - Canine Health Conference 1999, 1-3.

- Müller, C. A., Schmitt, K., Barber, A. L. A. & Huber, L. (2015). Dogs can discriminate emotional expressions of human faces. *Curr Biol*, **25**, 601-605.
- Munch, K. L., Wapstra, E., Thomas, S., Fisher, M. & Sinn, D. L. (2019). What are we measuring? Novices agree amongst themselves (but not always with experts) in their assessment of dog behaviour. *Ethology*, **125**(4), 203-211.
- Murphy, J. A. (1998). Describing categories of temperament in potential guide dogs for the blind. *Applied Animal Behaviour Science*, **58**(1), 163-178.
- Nagasawa, M., Murai, K., Mogi, K. & Kikusui, T. (2011). Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Animal cognition*, **14**(4), 525-533.
- Nederhof, E. & Schmidt, M. V. (2012). Mismatch or cumulative stress: toward an integrated hypothesis of programming effects. *Physiology & behavior*, **106**(5), 691-700.
- Ness, D. & Calabrese, P. (2016). Stress effects on multiple memory system interactions. *Neural plasticity*, **2016**(3), 1-20.
- Newberry, R. C., Keeling, L. J., Estevez, I. & Bilčík, B. (2007). Behaviour when young as a predictor of severe feather pecking in adult laying hens: the redirected foraging hypothesis revisited. *Applied Animal Behaviour Science*, **107**(3), 262-274.
- Nijssen, M. J., Croiset, G., Diamant, M., Stam, R., Delsing, D., de Wied, D. & Wiegant, V. M. (1998). Conditioned fear-induced tachycardia in the rat; vagal involvement. *European Journal of Pharmacology*, **350**(2-3), 211-222.
- Ogburn, P., Crouse, S., Martin, F. & Houpt, K. (1998). Comparison of behavioural and physiological responses of dogs wearing two different types of collars. *Appl. Anim. Behav. Sci*, **61**, 133-142.
- Olsen, L. H., Mow, T., Koch, J. & Pedersen, H. D. (1999). Heart rate variability in young, clinically healthy Dachshunds: influence of sex, mitral valve prolapse status, sampling period and time of day. *Journal of Veterinary Cardiology*, **1**(2), 7-16
- Ostrander, E. A. & Wayne, R. K. (2005). The canine genome. *Genome research*, **15**(12), 1706-1716.
- Ostrander, E. A., Wayne, R. K., Freedman, A. H. & Davis, B. W. (2017). Demographic history, selection and functional diversity of the canine genome. *Nature Reviews Genetics*, **18**(12), 705.

- Ousdal, O., Huys, Q., Milde, A., Craven, A., Ersland, L., Endestad, T., . . . & Dolan, R. (2018). The impact of traumatic stress on Pavlovian biases. *Psychological Medicine*, **48**(2), 327-336.
- *Overall, K. L. (1997). Pharmacologic treatments for behavior problems. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, **27**(3), 637-665.
- Øverli, Ø., Korzan, W. J., Höglund, E., Winberg, S., Bollig, H., Watt, M., ... (2004). Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout. *Horm. Behav*, **45**, 235-241.
- Packard, M. G. & Gabriele, A. (2009). Peripheral anxiogenic drug injections differentially affect cognitive and habit memory: role of basolateral amygdala. *Neuroscience*, **164**(2), 457-462.
- Packard, M. G. & Goodman, J. (2012). Emotional arousal and multiple memory systems in the mammalian brain. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, **6**, 14.
- Packard, M. G. & Knowlton, B. J. (2002). Learning and memory functions of the basal ganglia. *Annual review of neuroscience*, **25**(1), 563-593.
- Packard, M. G. & Wingard, J. C. (2004). Amygdala and “emotional” modulation of the relative use of multiple memory systems. *Neurobiology of learning and memory*, **82**(3), 243-252.
- Palestrini, C., Prato Previde, E., Spiezio, C. & Verga, M. (2005). Heart rate and behavioural responses of dog in the Ainsworth’s Strange Situation: A pilot study. *Applied Animal Behaviour Science*, **94**, 75-88.
- Pang, J. F., Kluetsch, C., Zou, X. J., Zhang, A. B., Luo, L. Y., Angleby, H., ... & Matsumura, S. (2009). mtDNA data indicate a single origin for dogs south of Yangtze River, less than 16,300 years ago, from numerous wolves. *Molecular biology and evolution*, **26**(12), 2849-2864.
- Parker, H. G., Kim, L. V., Sutter, N. B., Carlson, S., Lorentzen, T. D., Malek, T. B., ... & Kruglyak, L. (2004). Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science*, **304**(5674), 1160-1164.
- Parker, H. G., Shearin, A. L. & Ostrander, E. A. (2010). Man's best friend becomes biology's best in show: genome analyses in the domestic dog. *Annual review of genetics*, **44**, 309-336.

- Pastore, C., Pirrone, F., Balzarotti, F., Faustini, M., Pierantoni, L. & Albertini, M. (2011). Evaluation of physiological and behavioral stress-dependent parameters in agility dogs. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **6**(3), 188-194.
- Paul, E. S., Harding, E. J. & Mendl, M. (2005). Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **29**(3), 469-491.
- Payne, J., Jackson, E., Ryan, L., Hoscheidt, S., Jacobs, J. & Nadel, L. (2006). The impact of stress on neutral and emotional aspects of episodic memory. *Memory*, **14**(1), 1-16.
- Pearce, J. M., & Bouton, M. E. (2001). Theories of associative learning in animals. *Annual review of psychology*, **52**(1), 111-139.
- Pilley, J. W. & Reid, A. K. (2011). Border collie comprehends object names as verbal referents. *Behavioural Processes*, **86**(2), 184-195.
- Pirrone, F., Pierantoni, L., Mazzola, S. M., Vigo, D. & Albertini, M. (2015). Owner and animal factors predict the incidence of, and owner reaction toward, problematic behaviors in companion dogs. *Journal of Veterinary Behavior*, **10**(4), 295-301.
- Piva, E., Liverani, V., Accorsi, P. A., Sarli, G. & Gandini, G. (2008). Welfare in a shelter dog rehomed with Alzheimer patients. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **3**(2), 87-94.
- Pollinger, J. P., Lohmueller, K. E., Han, E., Parker, H. G., Quignon, P., Degenhardt, J. D., ... & Bryc, K. (2010). Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature*, **464**(7290), 898-902.
- Pongrácz, P., Miklósi, Á., Vida, V. & Csányi, V. (2005). The pet dogs ability for learning from a human demonstrator in a detour task is independent from the breed and age. *Applied Animal Behaviour Science*, **90**(3-4), 309-323.
- Popova, N. K., Kulikov, A. V., Nikulina, E. M., Kozlachkova, E. Y. & Maslova, G. B. (1991a). Serotonin metabolism and serotonergic receptors in Norway rats selected for low aggressiveness to man. *Aggress. Behav.* **17**, 207-213.
- Popova, N. K., Voitenko, N. N., Kulikov, A. V. & Avgustinovich, D. F. (1991b). Evidence for the involvement of central serotonin in mechanisms of domestication of silver foxes. *Pharm. Biochem. Behav.* **40**, 751-756.

- Porcelli, A. J. & Delgado, M. R. (2017). Stress and decision making: effects on valuation, learning, and risk-taking. *Current opinion in behavioral sciences*, **14**, 33-39.
- Porcelli, S., Fabbri, C., & Serretti, A. (2012). Meta-analysis of serotonin transporter gene promoter polymorphism (5-HTTLPR) association with antidepressant efficacy. *European Neuropsychopharmacology*, **22**(4), 239-258.
- Porges, S. W. (1995). Cardiac vagal tone: a physiological index of stress. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **19**(2), 225-233.
- Price, E. O. (1999). Behavioral development in animals undergoing domestication. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **65**, 245-271.
- Provençal, N. & Binder, E. B. (2015). The effects of early life stress on the epigenome: from the womb to adulthood and even before. *Experimental Neurology*, **268**, 10-20.
- Pryor, K. & Ramirez, K. (2014). Modern animal training. In: *The Wiley Blackwell handbook of operant and classical conditioning*, eds. McSweeney, F. K. & Murphy, E. S., John Wiley & Sons, UK.
- Pugh, C. R., Tremblay, D., Fleshner, M. & Rudy, J. W. (1997). A selective role for corticosterone in contextual-fear conditioning. *Behavioral Neuroscience*, **111**(3), 503.
- Puglisi-Allegra S. & Andolina D. (2015). Serotonin and stress coping. *Behav. Brain Res.* **277**, 58-67.
- Puppe, B., Zebunke, M., Duepjan, S. & Langbein, J. (2012). Cognitive and emotional coping with the environment in the domestic pig-a challenge for animal husbandry and welfare. *Zuchungskunde*, **84**(4), 307-313.
- Range, F., Marshall-Pescini, S., Kratz, C. & Virányi, Z. (2019). Wolves lead and dogs follow, but they both cooperate with humans. *Scientific Reports*, **9**, 3796.
- Rauw, W. M., Johnson, A. K., Gomez-Raya, L. & Dekkers, J. (2017). A hypothesis and review of the relationship between selection for improved production efficiency, coping behavior, and domestication. *Frontiers in genetics*, **8**, 134.
- Reefmann, N., Wechsler, B., & Gygas, L. (2009). Behavioural and physiological assessment of positive and negative emotion in sheep. *Animal Behaviour*, **78**(3), 651-659.
- Rehn, T. & Keeling, L. J. (2011). The effect of time left alone at home on dog welfare. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **310**, 129-135.

- Reimers, T. J., Mummery, L. K., McCann, J. P., Cowan, R. G. & Concannon, P. W. (1984). Effects of reproductive state on concentrations of thyroxine, 3, 5, 3'-triiodothyronine and cortisol in serum of dogs. *Biology of reproduction*, **31**(1), 148-154.
- Rieger, A., Stoll, R., Kreuzfeld, S., Behrens, K. & Weippert, M. (2013). Heart rate and heart rate variability as indirect markers of surgeons' intraoperative stress. *International Archives of Occupational and Environmental Health*, **87**(2), 165-174.
- Ročovská, A. (2018). Možnost predikce úspěšnosti tréninku. (Bakalářská práce. Česká zemědělská univerzita v Praze)
- Rooney, N. J., Gaines, S. A. & Bradshaw, J. W. (2007). Behavioural and glucocorticoid responses of dogs (*Canis familiaris*) to kennelling: investigating mitigation of stress by prior habituation. *Physiology & Behavior*, **92**(5), 847-854.
- Roozendaal, B. (2000). Glucocorticoids and the regulation of memory consolidation. *Psychoneuroendocrinology*, **25**(3), 213-238.
- Roozendaal, B. (2002). Stress and memory: opposing effects of glucocorticoids on memory consolidation and memory retrieval. *Neurobiology of learning and memory*, **78**(3), 578-595.
- Roozendaal, B. & McGaugh, J. L. (1997). Basolateral amygdala lesions block the memory-enhancing effect of glucocorticoid administration in the dorsal hippocampus of rats. *European Journal of Neuroscience*, **9**(1), 76-83.
- Roozendaal, B., Okuda, S., Van der Zee, E. A. & McGaugh, J. L. (2006). Glucocorticoid enhancement of memory requires arousal-induced noradrenergic activation in the basolateral amygdala. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**(17), 6741-6746.
- Rugaas, T. (2006). On talking terms with dogs: Calming signals. Dogwise publishing.
- Saldanha, C. J., Schlinger, B. A. & Clayton, N. S. (2000). Rapid effects of corticosterone on cache recovery in mountain chickadees (*Parus gambeli*). *Hormones and behavior*, **37**(2), 109-115.
- Sandi, C. & Rose, S. P. (1994). Corticosteroid receptor antagonists are amnesic for passive avoidance learning in day-old chicks. *European Journal of Neuroscience*, **6**(8), 1292-1297.
- Sanford, E. M., Burt, E. R. & Meyers-Manor, J. E. (2018). Timmy's in the well: Empathy and prosocial helping in dogs. *Learning & Behavior*, **46**(4), 374-86.

- Sanguino-Gómez, J., Buurstede, J. C., Abiega, O., Fitzsimons, C. P., Lucassen, P. J., Eggen, B. J., ... & Krugers, H. J. (2021). An emerging role for microglia in stress-effects on memory. *European Journal of Neuroscience*, **2021**, 1-28.
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M. & Munck, A. U. (2000). How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine reviews*, **21**(1), 55-89.
- Savalli, C., Albuquerque, N., Vasconcellos, A. S., Ramos, D., de Mello, F. T. & Mills, D. S. (2019). Assessment of emotional predisposition in dogs using PANAS (Positive and Negative Activation Scale) and associated relationships in a sample of dogs from Brazil. *Scientific reports*, **9**(1), 1-9.
- Scarpuzzi, M., Lacinak, T., Turner, T., Tompkins, C. & Force, D. (1999). Decreasing the frequency of behavior through extinction: An application for the training of marine mammals. *Animal training, successful animal management through positive reinforcement*, 103-107.
- Scott, J. P. & Fuller, J. L. (2012). Genetics and the Social Behavior of the Dog. The University of Chicago Press. Chicago.
- Seehagen, S., Schneider, S., Rudolph, J., Ernst, S. & Zmyj, N. (2015). Stress impairs cognitive flexibility in infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**(41), 12882-12886.
- Selye, H. (2013). Stress in Health and disease. Butterworth-Heinemann.USA.
- Serpell, J. A. & Duffy, D. L. (2014). Dog breeds and their behavior. In: *Domestic dog cognition and behavior*, eds. Horowitz, A., Springer, Berlin Heidelberg, 31-57.
- Sgoifo, A., Koolhaas, J., De Boer, S., Musso, E., Stilli, D., Buwalda, B. & Meerlo, P. (1999). Social stress, autonomic neural activation, and cardiac activity in rats. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **23**(7), 915-923.
- Sgoifo, A., Pozzato, C., Costoli, T., Manghi, M., Stilli, D., Ferrari, P. F., ... & Musso, E. (2001). Cardiac autonomic responses to intermittent social conflict in rats. *Physiology & behavior*, **73**(3), 343-349.
- Shapiro, P., Sloan, R., Bagiella, E., Kuhl, J., Anjilvel, S. & Mann, J. (2000). Cerebral activation, hostility, and cardiovascular control during mental stress. *Journal of Psychosomatic Research*, **48**(4-5), 485-491.

- Shettleworth, S. J. (2009). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press. New York.
- Shiverdecker, M. D., Schiml, P. A., Hennessy, M. B. (2013). Human interaction moderates plasma cortisol and 316 behavioral responses of dogs to shelter housing. *Physiol. Behav.* **109**, 75-79.
- Scheid, C. & Noë, R. (2010). The performance of rooks in a cooperative task depends on their temperament. *Animal Cognition*, **13**(3), 545-553.
- Schilder, M. (2005). Miscommunication in interactions between humans and their canine and feline pets. In: *The human-animal relationship; Forever and a day*, eds. de Jonge, F. H. & van den Bos R, Uitgeverij Van Gorcum, 98-109.
- Schluter, D., Price, T. D. & Rowe, L. (1991). Conflicting selection pressures and life-history trade-offs. *Proc. Biol. Sci.* **246**, 11-17.
- Schneider, S. M. & Morris, E. K. (1987). A history of the term radical behaviorism: From Watson to Skinner. *The Behavior Analyst*, **10**(1), 27-39.
- Schöberl, I., Beetz, A., Solomon, J., Wedl, M., Gee, N. & Kotrschal, K. (2016). Social factors influencing cortisol modulation in dogs during a strange situation procedure. *J Vet Behav*, **11**, 77-85.
- Schöberl, I., Kortekaas, K., Schöberl, F. F. & Kotrschal, K. (2015). Algorithm-supported visual error correction (AVEC) of heart rate measurements in dogs, *Canis lupus familiaris*. *Behavior research methods*, **47**(4), 1356-1364.
- Schoening, B. (2006). Evaluation and prediction of agonistic behaviour in the domestic dog (Doctoral dissertation, University of Bristol).
- Schultz, W., Dayan, P. & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science*, **275**(5306), 1593-1599.
- Schwabe, L. (2013). Stress and the engagement of multiple memory systems: integration of animal and human studies. *Hippocampus*, **23**(11), 1035-1043.
- Schwabe, L. & Wolf, O. T. (2009). Stress prompts habit behavior in humans. *Journal of Neuroscience*, **29**(22), 7191-7198.
- Schwabe, L. & Wolf, O. T. (2012). Stress modulates the engagement of multiple memory systems in classification learning. *Journal of Neuroscience*, **32**(32), 11042-11049.

- Schwabe, L. & Wolf, O. T. (2013). Stress and multiple memory systems: from ‘thinking’ to ‘doing’. *Trends in cognitive sciences*, **17**(2), 60-68.
- Schwabe, L., Bohbot, V. D. & Wolf, O. T. (2012). Prenatal stress changes learning strategies in adulthood. *Hippocampus*, **22**(11), 2136-2143.
- Schwabe, L., Dalm, S., Schächinger, H. & Oitzl, M. S. (2008). Chronic stress modulates the use of spatial and stimulus-response learning strategies in mice and man. *Neurobiology of learning and memory*, **90**(3), 495-503.
- Schwabe, L., Höffken, O., Tegenthoff, M. & Wolf, O. T. (2011). Preventing the stress-induced shift from goal-directed to habit action with a β -adrenergic antagonist. *Journal of Neuroscience*, **31**(47), 17317-17325.
- Schwabe, L., Joëls, M., Roozendaal, B., Wolf, O. T. & Oitzl, M. S. (2012). Stress effects on memory: an update and integration. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **36**(7), 1740-1749.
- Schwabe, L., Oitzl, M. S., Philippson, C., Richter, S., Bohringer, A., Wippich, W. & Schachinger, H. (2007). Stress modulates the use of spatial versus stimulus-response learning strategies in humans. *Learning & memory*, **14**(1-2), 109-116.
- Schwabe, L., Tegenthoff, M., Höffken, O. & Wolf, O. T. (2010). Concurrent glucocorticoid and noradrenergic activity shifts instrumental behavior from goal-directed to habitual control. *Journal of Neuroscience*, **30**(24), 8190-8196.
- Schwabe, L., Wolf, O. T. & Oitzl, M. S. (2010). Memory formation under stress: quantity and quality. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **34**(4), 584-591.
- Schwabe, L., Schächinger, H., de Kloet, E. R. & Oitzl, M. E. (2010). Corticosteroids operate as a switch between memory systems. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **22**(7), 1362-1372.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 372-378.
- Siller-Pérez, C., Serafin, N., Prado-Alcalá, R. A., Roozendaal, B. & Quirarte, G. L. (2017). Glucocorticoid administration into the dorsolateral but not dorsomedial striatum accelerates the shift from a spatial toward procedural memory. *Neurobiology of learning and memory*, **141**, 124-133.

- Siniscalchi, M., d'Ingeo, S., Minunno, M. & Quaranta, A. (2018). Communication in dogs. *Animals*, **8**(8), 131.
- Sinn, D. L., Gosling, S. D. & Hilliard, S. (2010). Personality and performance in military working dogs: reliability and predictive validity of behavioral tests. *Appl Anim Behav Sci*, **127**, 51-65.
- Skinner, B. F. (1965). *Science and human behavior* (No. 92904). Simon and Schuster. New York.
- Smeets, T., Van Ruitenbeek, P., Hartogsveld, B., & Quaedflieg, C. W. (2019). Stress-induced reliance on habitual behavior is moderated by cortisol reactivity. *Brain and Cognition*, **133**, 60-71.
- Soares, J. M., Sampaio, A., Ferreira, L. M., Santos, N. C., Marques, F., Palha, J. A., ... & Sousa, N. (2012). Stress-induced changes in human decision-making are reversible. *Translational psychiatry*, **2**(7), 131.
- Speisman, J. C., Lazarus, R. S., Mordkoff, A. & Davison, L. (1964). Experimental reduction of stress based on ego-defense theory. *The Journal of Abnormal and Social Psychology*, **68**(4), 367.
- Spivey, J., Barrett, D., Padilla, E. & Gonzalez-Lima, F. (2008) Mother-infant separation leads to hypoactive behavior in adolescent Holtzman rats. *Behav Processes* **79**, 59-65.
- Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain: a brief history and current perspective. *Neurobiology of learning and memory*, **82**(3), 171-177.
- Starcke, K. & Brand, M. (2012). Decision making under stress: A selective review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **36**(4), 1228-1248.
- Steidl, S., Razik, F. & Anderson, A. K. (2011). Emotion enhanced retention of cognitive skill learning. *Emotion*, **11**(1), 12.
- Stephen, J. M. & Ledger, R. A. (2006). A longitudinal evaluation of urinary cortisol in kennelled dogs, (*Canis familiaris*). *Physiology and Behavior*, **87**(5), 911-916.
- Stewart, M., Foster, T. M. & Waas, J. R. (2002). The effects of air transport on the behavior and heart rate of horses. *Appl Anim Behav Sci*, **80**, 143-160.
- Strick, J. E. (2016). Ivan Pavlov: A Russian Life in Science by Daniel P. Todes. *Bulletin of the History of Medicine*, **90**(2), 344-345.

- Suls, J. & David, J. P. (1996). Personality and coping: three generations of research. *J. Pers.* **64**, 711-735.
- Sümeği, Z., Oláh, K. & Topál, J. (2014). Emotional contagion in dogs as measured by change in cognitive task performance. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **160**, 106-115.
- Sundman, A. S., Van Poucke, E., Holm, A. C. S., Faresjö, Å., Theodorsson, E., Jensen, P. & Roth, L. S. (2019). Long-term stress levels are synchronized in dogs and their owners. *Scientific reports*, **9**(1), 1-7.
- Susta, F., Harris, G. & Sullivant, T. (2014). Stress Triangle - The Four Questions for Which Animals Need an Answer. Wellspring 2/14, *The ABMA magazine*: 12-18.
- Sutherland, R. J., McDonald, R. J. & Savage, D. D. (1997). Prenatal exposure to moderate levels of ethanol can have long-lasting effects on hippocampal synaptic plasticity in adult offspring. *Hippocampus*, **7**(2), 232-238.
- Sutton, R. S. & Barto, A. G. (1998). Reinforcement Learning: An Introduction, MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Svartberg, K. (2005). A comparison of behaviour in test and in everyday life: evidence of three consistent boldness-related personality traits in dogs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **91**, 103-128.
- Tapp, P. D., Siwak, C. T., Estrada, J., Holowachuk, D. & Milgram, N. W. (2003). Effects of age on measures of complex working memory span in the beagle dog (*Canis familiaris*) using two versions of a spatial list learning paradigm. *Learn Mem*, **10**, 148-60.
- Téglás, E., Gergely, A., Kupán, K., Miklósi, Á. & Topál, J. (2012). Dogs' gaze following is tuned to human communicative signals. *Current Biology*, **22**(3), 209-212.
- Thielke, L. E. & Udell, M. A. R. (2019). Evaluating cognitive and behavioral outcomes in conjunction with the secure base effect for dogs in shelter and foster environments. *Animals*, **9**, 932.
- *Thorndike, E. L. (1933). A proof of the law of effect. *Science*, **77**(1989), 173-175.
- Tiller, W. A., McCraty, R. & Atkinson, M. (1996). Cardiac coherence: A new, noninvasive measure of autonomic nervous system order. *Alternative therapies in Health and Medicine*, **2**(1), 52-65.

- Titulaer, M., Blackwell, E. J., Mendl, M. & Casey, R. A. (2013). Cross sectional study comparing behavioural, cognitive and physiological indicators of welfare between short and long term kennelled domestic dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, **147**(1-2), 149-158.
- Tod, E., Brander, D. & Waran, N. (2005). Efficacy of dog appeasing pheromone in reducing stress and fear related behaviour in shelter dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, **93**(3), 295-308.
- Tomasello, M. (1999). Having intentions, understanding intentions, and understanding communicative intentions. In: *Developing theories of intention: Social understanding and self-control*, eds. Zelazo, P. D., Astington, J. W. & Olson, D. R., Lawrence Erlbaum Associates Publishers, 63-75.
- Tomasello, M. & Call, J. (2004). The role of humans in the cognitive development of apes revisited. *Animal Cognition*, **7**(4), 213-215.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition. *Behavioral and brain sciences*, **28**(5), 675-691.
- Topál, J., Miklósi, A., Csányi, V. & Dóka, A. (1988) Attachment behavior in dogs (*Canis familiaris*): a new application of Ainsworth's (1969) strange situation test. *J Comp Psychol*, **112**, 219-29.
- Topál, J., Byrne, R. W., Miklósi, A. & Csányi, V. (2006). Reproducing human actions and action sequences: "Do as I Do!" in a dog. *Animal cognition*, **9**(4), 355-367.
- Topál, J., Gergely, G., Erdőhegyi, Á., Csibra, G. & Miklósi, Á. (2009). Differential sensitivity to human communication in dogs, wolves, and human infants. *Science*, **325**(5945), 1269-1272.
- Tricomi, E., Balleine, B. W. & O'Doherty, J. P. (2009). A specific role for posterior dorsolateral striatum in human habit learning. *European Journal of Neuroscience*, **29**(11), 2225-2232.
- Trimmer, P. C., Houston, A. I., Marshall, J. A., Bogacz, R., Paul, E. S., Mendl, M. T. & McNamara, J. M. (2008). Mammalian choices: combining fast-but-inaccurate and slow-but-accurate decision-making systems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**(1649), 2353-2361.

- Tuber, D. S., Hennessy, M. B., Sanders, S. & Miller, J. A. (1996). Behavioral and glucocorticoid responses of adult domestic dogs (*Canis familiaris*) to companionship and social separation. *Journal of Comparative Psychology*, **110**(1), 103.
- Turcsán, B., Szánthó, F., Miklósi, Á. & Kubinyi, E. (2015). Fetching what the owner prefers? Dogs recognize disgust and happiness in human behaviour. *Anim Cogn*, **18**, 83-94.
- Udell, M. A. (2015). When dogs look back: inhibition of independent problem-solving behaviour in domestic dogs (*Canis lupus familiaris*) compared with wolves (*Canis lupus*). *Biology Letters*, **11**(9), 1-4.
- Ulrich, A. (2015). Can the C-barq be Used as a Tool to Create Behavior Profiles for Working Dogs? (Doctoral dissertation, Evergreen State College).
- Valenchon, M., Lévy, F., Górecka-Bruzda, A., Calandreau, L. & Lansade, L. (2013). Characterization of long-term memory, resistance to extinction, and influence of temperament during two instrumental tasks in horses. *Animal cognition*, **16**(6), 1001-1006.
- van Bourg, J., Patterson J. E. & Wynne, C. D. L. (2020). Pet dogs (*Canis lupus familiaris*) release their trapped and distressed owners: individual variation and evidence of emotional contagion. *PLoS One*, **15**, 1-23.
- van den Berg, L., Schilder, M. B. H. & Knol, B. W. (2003) Behavior genetics of canine aggression: behavioral phenotyping of golden retrievers by means of an aggression test. *Behav Genet*, **33**, 469-483
- van Oers, K., De Jong, G., Van Noordwijk, A. J., Kempenaers, B. & Drent, P. J. (2005). Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour*, **142**, 1191-1212.
- van Reenen, C. G., O'Connell, N. E., van der Werf, J. T. N., Korte, S. M., Hopster, H., Jones, R. B., ... (2005). Responses of calves to acute stress: individual consistency and relations between behavioral and physiological measures. *Physiol. Behav*, **85**, 557-570.
- Viau, R., Arsénault-Lapierre, G., Fecteau, S., Champagne, N., Walker, C. D. & Lupien, S. (2010). Effect of service dogs on salivary cortisol secretion in autistic children. *Psychoneuroendocrinology*, **35**(8), 1187-1193.
- Vilà, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorim, I. R., Rice, J. E., Honeycutt, R. L., ... & Wayne, R. K. (1997). Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science*, **276**(5319), 1687-1689.

- Visser, E. K., Van Reenen, C. G., Van der Werf, J. T. N., Schilder, M. B. H., Knaap, J. H., Barneveld, A. & Blokhuis, H. J. (2002). Heart rate and heart rate variability during a novel object test and a handling test in young horses. *Physiology & behavior*, **76**(2), 289-296.
- Vogel, S., Fernández, G., Joëls, M. & Schwabe, L. (2016) Cognitive adaptation under stress: a case for the mineralocorticoid receptor. *Trends Cogn Sci*, **20**, 192-203
- Vogel, S., Klumpers, F., Schröder, T. N., Oplaat, K. T., Krugers, H. J., Oitzl, M. S., ... & Fernández, G. (2017). Stress induces a shift towards striatum-dependent stimulus-response learning via the mineralocorticoid receptor. *Neuropsychopharmacology*, **42**(6), 1262-1271.
- von Borell, E., Langbein, J., Després, G., Hansen, S., Leterrier, C., Marchant-Forde, J., ... Veissier, I. (2007). Heart rate variability as a measure of autonomic regulation of cardiac activity for assessing stress and welfare in farm animals - A review. *Physiology & Behavior*, **92**, 293-316.
- Vriens, T. (2021). Stress and Motivation: An fMRI Study on the Effects of Stress on Effort-Based Decision-Making. *Nijmegen CNS*, **16**(2), 1-34.
- Wahlstrom, K. L., Alvarez-Dieppa, A. C., McIntyre, C. K. & LaLumiere, R. T. (2021). The medial entorhinal cortex mediates basolateral amygdala effects on spatial memory and downstream activity-regulated cytoskeletal-associated protein expression. *Neuropsychopharmacology*, **46**(6), 1172-1182.
- Walsh, P., Elsabbagh, M., Bolton, P. & Singh, I. (2011). In search of biomarkers for autism: scientific, social and ethical challenges. *Nature Reviews Neuroscience*, **12**(10), 603-612.
- Wang, X. & Tedford, R. H. (2008). Dogs: their fossil relatives and evolutionary history. Columbia University Press. New York.
- Wang, X., Tedford, R. H., Van Valkenburgh, B. & Wayne, R. K. (2004). Evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae. In: *Biology and conservation of wild canids*, eds. Macdonald, D. W. & Sillero-Zubiri, C., Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, 39-54.
- Wanser, S. H., Vitale, K. R., Thielke, L. E., Brubaker, L. & Udell, M. A. R. (2019). Spotlight on the psychological basis of childhood pet attachment and its implications. *Psychol Res Behav Manag*, **12**, 469-479.
- Wasserman, E. A. & Miller, R. R. (1997). What's elementary about associative learning?. *Annual review of psychology*, **48**(1), 573-607.

- Watson, D., Clark, L. A. & Tellegen, A. (1988). Development and validation of brief measures of positive and negative affect: the PANAS scales. *Journal of personality and social psychology*, **54**(6), 1063.
- Wayne, R. K. & Ostrander, E. A. (2007). Lessons learned from the dog genome. *Trends in Genetics*, **23**(11), 557-567.
- Weaver, I. C., Cervoni, N., Champagne, F. A., D'Alessio, A. C., Sharma, S., Seckl, J. R., ... & Meaney, M. J. (2004). Epigenetic programming by maternal behavior. *Nature neuroscience*, **7**(8), 847-854.
- Wechsler, B. (1995). Coping and coping strategies: a behavioural view. *Applied Animal Behaviour Science*, **43**(2), 123-134.
- Wells, D. L. (2009). Behaviour of dogs. In: *The ethology of domestic animals: an introductory text*, eds. Jensen, P., CABI Publications, Oxfordshire.
- Whitaker Jr, J. O. & Mumford, R. E. (2009). Handbook of the mammals of the world. Volume 1: carnivores. *Mammalia*, **73**, 381-387.
- Wickens, S.M. (1993). Social relationship in the domestic dog (*Canis familiaris*): the effect of learning and breed on behaviour within status relationships. Ph. D. Thesis, University of Southampton, UK.
- Wiener, P. & Haskell, M. J. (2016). Use of questionnaire-based data to assess dog personality. *Journal of Veterinary Behavior*, **16**, 81-85.
- Wilkins, A. S., Wrangham, R. W. & Fitch, W. T. (2014). The “domestication syndrome” in mammals: a unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. *Genetics*, **197**, 795-808.
- Wingard, J. C. & Packard, M. G. (2008). The amygdala and emotional modulation of competition between cognitive and habit memory. *Behavioural brain research*, **193**(1), 126-131.
- Wirz, L., Wacker, J., Felten, A., Reuter, M. & Schwabe, L. (2017a). A deletion variant of the $\alpha 2b$ -adrenoceptor modulates the stress-induced shift from “cognitive” to “habit” memory. *Journal of Neuroscience*, **37**(8), 2149-2160.

- Wirz, L., Reuter, M., Wacker, J., Felten, A. & Schwabe, L. (2017b). A haplotype associated with enhanced mineralocorticoid receptor expression facilitates the stress-induced shift from “cognitive” to “habit” learning. *eNeuro*, **4**(6).
- Wirz, L., Bogdanov, M. & Schwabe, L. (2018). Habits under stress: mechanistic insights across different types of learning. *Current opinion in behavioral sciences*, **20**, 9-16.
- Wise, R. A. (2006). Role of brain dopamine in food reward and reinforcement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **361**(1471), 1149-1158.
- Wobber, V., Hare, B., Koler-Matznick, J., Wrangham, R. & Tomasello, M. (2009). Breed differences in domestic dogs’ (*Canis familiaris*) comprehension of human communicative signals. *Interaction Studies*, **10**(2), 206-224.
- Wojciechowska, J. I. & Hewson, C. J. (2005). Quality-of-life assessment in pet dogs. *Journal of the American Veterinary Medical Association*, **226**(5), 722-728.
- Wosegien, A. & Lamprecht, J. (1989). Nodding: An appeasement behaviour of pigeons (*Columba livia*). *Behaviour*, **108**(1), 44-55.
- Yin, S., Fernandez, E. J., Pagan, S., Richardson, S. L. & Snyder, G. (2008). Efficacy of a remote-controlled, positive-reinforcement, dog-training system for modifying problem behaviors exhibited when people arrive at the door. *Applied animal behaviour science*, **113**(1), 123-138.
- Yoburn, B. C., Cohen, P. S. & Campagnoni, F. R. (1981). The role of intermittent food in the induction of attack in pigeons. *Journal of the experimental analysis of behavior*, **36**(1), 101-117.
- Yong, M. H. & Ruffman, T. (2014). Emotional contagion: Dogs and humans show a similar physiological response to human infant crying. *Behavioural processes*, **108**, 155-165.
- Zeder, M. A. (2012). Pathways to animal domestication. In: *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability* eds. Gepts P., Famula T. R., Bettinger R. L., Brush S. B., Damania A. B., McGuire P. E., ... Cambridge University Press, Cambridge, 227-259.
- Zentall, T. R. (2013). Animals represent the past and the future. *Evolutionary Psychology*, **11**(3), 573-590.

Zentall, T. R., Wasserman, E. A. & Urcuioli, P. J. (2014). Associative Concept Learning in Animals. *Journal of the experimental analysis of behavior*, **101**(1), 130-151.

Zhong, W., Li, Y., Feng, Q. & Luo, M. (2017). Learning and stress shape the reward response patterns of serotonin neurons. *Journal of Neuroscience*, **37**(37), 8863-8875.

Zipser, B., Schlekinger, A. & Kaiser, S. (2014). Effects of domestication on biobehavioural profiles: a comparison of domestic guinea pigs and wild cavies from early to late adolescence. *Front. Zool*, **11**, 30.

Ziv, G. (2017). The effects of using aversive training methods in dogs - a review. *J Vet Behav*, **19**, 50-60.

Zorawski, M. & Killcross, S. (2002). Posttraining glucocorticoid receptor agonist enhances memory in appetitive and aversive Pavlovian discrete-cue conditioning paradigms. *Neurobiology of learning and memory*, **78**(2), 458-464.

Zorawski, M. & Killcross, S. (2003). Glucocorticoid receptor agonist enhances pavlovian appetitive conditioning but disrupts outcome-specific associations. *Behavioral neuroscience*, **117**(6), 1453.

Seznam elektronických zdrojů:

Catet, J. 2014 (<http://blog.smartanimaltraining.com/2014/12/03/calming-signals-are-they-truly-signals-or-calming/>)

Lombardi, 2018 <https://news.mongabay.com/2018/04/animal-trainers-are-teaching-wildlife-to-protect-themselves/amp/?print>

Ramirez, 2015 <https://www.clickertraining.com/How-to-Use-an-All-Clear>