

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**  
Katedra filosofie a dějin přírodních věd



**Petr Tureček**

**Lateralizace mozkových struktur u ptáků a savců spojená  
s behaviorálními projevy a její evoluční význam**

Cerebral lateralization in birds and mammals,  
its behavioral correlation and evolutionary significance

**Bakalářská práce**

**Školitel: prof. RNDr. Stanislav Komárek, Dr.**

**Kozultantka: Mgr. Eva Landová, PhD.**

Praha, 2013

*Kráska je v oku mloka a chlupu psa.*

(John Lennon)

*Kdyby byl lidský mozek tak jednoduchý, že bychom mu rozuměli,  
byli bychom tak hloupí, že bychom mu stejně nerozuměli.*

(Immanuel Kant)

## **Abstrakt**

Lateralizace mozkových struktur je u obratlovců prakticky všudypřítomná. V této práci uvádím nejdůležitější příklady mozkové lateralizace u ptáků a savců a jejich dopad na chování. Také řeším možný evoluční původ těchto lateralizací stejně jako jejich evoluční význam. Snažím se vysvětlit existenci lateralizace na individuální i populační úrovni. Navrhuji, že populační lateralizace může vzniknout i na základě samotného genofondu populace, pokud je jejím důsledkem lateralizované chování, jímž organismus samotný působí na prostředí. Lateralizace ve vnímání by však měla těžit i z výhod, které jedinci přináší synchronizace se skupinou. Samotná populační lateralizace s sebou v tomto případě totiž přináší nevýhody spojené s větší předvídatelností chování jedince.

Klíčová slova: lateralizace; lateralita; populační lateralizace; asymetrie; evoluční význam

## **Abstract**

Lateralization of brain is ubiquitous quality of vertebrate brain. In this paper we review examples of brain lateralization in birds and mammals and its behavioral impacts. Then we discuss possible evolutionary origins of these asymmetries and their evolutionary significance. We try to explain individual as well as population level lateralization. We propose, that population level lateralization can, in principle, arise just on the genofondal basis, if the organism itself contributes to the environment with the lateralized behavior. Lateralized sensory input on the other hand should stand on the advantages of synchronizing with other individuals due to the disadvantage of predictability of lateralized population.

Keywords: Lateralization; laterality; population level lateralization; asymmetry; evolutionary significance

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně, a že jsem uvedl všechnu použitou literaturu a informační zdroje. Tato práce, ani její podstatná část, nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 16. 5. 2013

---

Podpis

**Poděkování:**

Na tomto místě bych rád poděkoval svému školiteli Prof. Stanislavu Komárkovi za to, že převzal část zodpovědnosti za mou práci. Svě konzultantce Dr. Evě Landové za cenné rady, trpělivost, vstřícnost a pochopení. Právě ona má lví podíl na tom, že byla má bakalářská práce dovedena do zdárného konce.

Velké poděkování patří i těm, kteří mi na požádání ochotně poskytovali špatně dostupnou literaturu. Jmenovitě Váženým kolegům Vallortigarovi, Corballisovi, Cowellové Ocklenburgovi, Rogersové, Suthersovi, Hausmannovi, Freemanové, Hausmannovi, Hatovi a Descovichové. Výše jmenovaní posílili mou víru ve všelidskou sounáležitost.

Dále bych chtěl poděkovat svým přátelům za to, že vydrželi mé četné promluvy na téma, jaká hrozná pruda je psaní bakalářské práce.

Na závěr bych chtěl poděkovat Viktorce. Zčásti proto, že si o to řekla, zčásti proto, že si to zaslouží.

# Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>2. Vymezení pojmů.....</b>	<b>1</b>
<b>3. Příklady lateralizací.....</b>	<b>2</b>
3.1 Motorické lateralizace.....	2
3.1.1 Preference končetiny .....	2
3.1.2 Stranová preference „turning bias“.....	5
3.2 Emoční lateralizace.....	6
3.2.1 Strach.....	6
3.2.2 Agresivní chování.....	6
3.2.3 Konflikt motivací.....	6
3.3 Lateralizace zrakového vnímání .....	8
3.3.1 Kategorizační procesy .....	8
3.3.2 Prostorová orientace .....	9
3.3.3 Magnetorecepce.....	10
3.3.4 Neurální podklad optické lateralizace.....	10
3.4 Komunikace a vnitrodruhové signály .....	11
3.4.1 Produkce vokalizace .....	11
3.4.2 Percepce vokalizace.....	13
<b>4. Genetika a vývoj lateralizace.....</b>	<b>15</b>
4.1 Fotostimulací podmíněná lateralizace.....	15
<b>5. Evoluční význam lateralizace.....</b>	<b>16</b>
5.1 Individuální lateralizace.....	17
5.1.1 Trade-off mezi velikostí mozku a neurální kapacitou .....	17
5.1.2 Předcházení mozkovým duplikacím.....	18
5.1.3 Paralelní zpracování podnětů.....	18
5.1.4 Hemisférická dominance .....	19
5.1.5 Pravo-levá diskriminace .....	19
5.1.6 Asymetrie jako nutnost.....	20

5.1.7 Shrnutí .....	20
5.2 Populační lateralizace .....	21
5.2.1 Populační lateralizace efektorová .....	21
5.2.2 Populační lateralizace recepční.....	23
<b>6. Aplikace teorií o vzniku populační lateralizace na příkladech .....</b>	<b>26</b>
6.1 Metodika .....	26
6.2 Výsledky .....	26
6.3 Diskuze .....	28
6.3.1 Jednoduché reflexní chování bez lateralizace.....	28
6.3.2 Dopad primární optické lateralizace .....	28
6.3.3 Končetinová lateralita jako efektorové lateralizace .....	30
6.3.4 Pozice ve vejci původcem lateralizovaného chování i bez fotostimulace .....	30
6.3.5 Sociální signály příspěvkem do prostředí.....	31
6.3.6 Původ lateralizace ptačího zpěvu.....	31
6.3.6 Shrnutí .....	32
6.3.7 Skeptický dovětek.....	32
<b>7. Závěr.....</b>	<b>32</b>
<b>8. Použitá literatura.....</b>	<b>33</b>

# 1. Úvod

Lateralizace mozkových struktur byla svého času přisuzována výhradně lidem. Mnozí ji dokonce považovali za natolik zásadní, že za jejím vznikem viděli počátek samotného rodu Homo (Corballis 1989). Bylo tomu tak zřejmě proto, že nejzřetelnější behaviorální manifestací mozkové asymetrie je preference ruky. Ruka jako taková je unikátem (Diogo et al. 2012). Preference jedné párové končetiny před druhou však nikoli (Ströckens et al. 2012). Výlučnost lidské lateralizace byla dokládána i přítomností Brocova centra, hlavního řečového centra, v levé mozkové hemisféře (Fadiga et al. 2006). Dnes však nalézáme stejně lateralizované struktury zodpovědné za vnitrodruhovou komunikaci u našich nejbližších příbuzných (Cantalupo & Hopkins 2001), i u ptáků (Moorman et al. 2012). Pod tíhou důkazů byla myšlenka mozkové lateralizace jakožto lidského unikátu opuštěna. V současnosti jsou známy doklady mozkové asymetrie u ryb, obojživelníků, plazů, ptáků i savců (Vallortigara & Rogers 2005). Její ekvivalenty nalézáme i u bezobratlých (Frasnelli et al. 2012). Ve fosilním záznamu byly nalezeny příklady lateralizovaného chování u prvohorních predátorů (Babcock 1993). Jedná se o velice populární téma. Za posledních deset let se počet článků na téma lateralizace více než zdvojnásobil (5157 článků z období 23.4.2003 - 23.4.2013 proti 9869 celkem (webofknowledge.com 2013)). Postihnout všechny je nad rámec bakalářské práce.

Předmětem zájmu budou především teorie o evolučním významu lateralizace mozku. Toto review si klade za cíl představit čtenáři objevené mozkové lateralizace u ptáků a savců a zmíněné teorie kriticky zhodnotit a případně upravit tak, abychom byli schopni s jejich pomocí existenci doložených mozkových asymetrií ospravedlnit.

## 2. Vymezení pojmů

**Mozková lateralizace:** Rozdíl ve fungování mozkových hemisfér, nebo jejich odpovídajících si částí (Reinholz-Trojan et al. 2012). Často se projevuje pozorovatelnými odlišnostmi v používání párových orgánů.

**Individuální lateralizace:** Případ, kdy jsou mozky většiny jedinců populace asymetrické.

**Populační lateralizace:** Situace, kdy jsou mozky většiny jedinců populace lateralizované souhlasně.

**Lateralita:** Přednostní užívání jednoho z párových orgánů pohybového nebo smyslového ústrojí. Je odrazem mozkové lateralizace.

**Individuální lateralita:** Když v rámci určitého chování jednotlivce převažuje používání jednoho z párových orgánů pohybového nebo smyslového ústrojí.

**Populační lateralita:** Když v rámci určitého chování všech jedinců populace převažuje používání jednoho z párových orgánů pohybového nebo smyslového ústrojí.

**Flukтуаční asymetrie:** Nesouměrnost, která nemá systematický charakter. Není orientovaná konkrétním směrem. (Flegr 2009) Není geneticky podmíněná. Vzniká v důsledku poruch a nerovnoměrností v ontogenezi jedince, takže její míra odráží kvalitu ontogeneze. Nízká míra vnější flukтуаční asymetrie je obvykle preferována u potenciálních sexuálních partnerů, neboť stabilní vývoj není jednoduchý a jsou ho schopni především jedinci s kvalitními geny (Hansen et al. 1999).

### 3. Příklady lateralizací

Napříč třídami obratlovců nalézáme množství dokladů lateralizace mozku (Vallortigara & Rogers 2005). Z velké části se jedná o behaviorální projevy mozkové asymetrie (Böye et al. 2005), (Schneider et al. 2012). Konkrétní lateralizace mozkových struktur jsou objevovány i funkčními zobrazovacími metodami (Poremba et al. 2004), (Freeman et al. 2004). V následující kapitole nabízím přehled zjištěných lateralizací u ptáků a savců.

#### 3.1 Motorické lateralizace

##### 3.1.1 Preference končetiny

Vědeckou obcí byla dlouho odmítána myšlenka, že zvířata vykazují výraznou preferenci jedné končetiny před druhou (Vallortigara et al. 2011). Přesvědčili jsme se však, že i mezi zvířaty existují „praváci“ a „leváci“ (Ströckens et al. 2012 - review). Stále však převládal názor, že je výrazná převaha jedinců se stejnou dominantní končetinou výhradně lidskou doménou. Jak je však vidět z následujícího přehledu, byla u mnoha druhů ptáků a savců zaznamenána lateralita nejen individuální, ale i populační.

###### 3.1.1.1 Končetinová preference u ptáků

V rámci ptačího taxonu byly nalezeny příklady preference jedné končetiny před druhou již v sedmnáctém století. Thomas Browne zaznamenal, že většina papoušků používá k přidržování jídla



levou končetinu. Práce ze století devatenáctého tento závěr potvrzují (ucelené review historických výzkumů papouščí končetinové preference - Harris 1989).

Papoušci (*Psittaciformes*) stojí dodnes v centru zájmu výzkumu končetinové preference u ptáků. Zpravidla u nich nalézáme nejen individuální, ale i populační laterality. Magatová & Brown (2009) našli levostrannou populační laterality u čtyř z osmi studovaných druhů australských papoušků (*Nymphicus hollandicus*, *Callocephalon fimbriatum*, *Calyptorhynchus banksii*, *Cacatua galerita*) u dvou zaznamenali pravostrannou (*Alisterus scapularis*, *Polytelis swainsonii*) a dva druhy podle nich populační laterality nevykazovali (*Melopsittacus undulates*, *Eolophus roseicapilla*). Další práce na andulkách (*Melopsittacus undulates*) prokázala u tohoto druhu lateralizaci individuální (Rogers & Workman 1993).

Fylogenetický pohled na věc nám poskytuje rozsáhlá práce Browna a Magatové, která zkoumá laterality u třidvaceti druhů papoušků (Brown & Magat 2011a). Tito vědci zjistili, že ač některé druhy vykazují populační laterality levostrannou a jiné pravostrannou, nalézáme u blízce příbuzných druhů zpravidla preference stejné končetiny. Autoři vyvozují z výsledků závěr, že preference končetiny je napříč papouščími druhy dobře zakonzervovaný znak. Poukazují na to, že směr a míra mozkové lateralizace, která se odráží v používání dolních končetin, jsou zděděny od společného předka. Rozdíly v těchto znacích se u blízce příbuzných druhů objevují zřídka (Brown & Magat 2011a).

Ač jsou pěvci nejpočetnějším ptačím řádem, nebyla jim, co se výzkumu laterality týče věnována taková pozornost jako papouškům. Studie, které provedeny byly, ukazují na přítomnost končetinové preference u jednotlivců. Populační laterality však zaznamenána nebyla. K těmto výsledkům došli vědci například při zkoumání japonských vran (*Corvus macrorhynchos*) (Izawa et al. 2005). Při jednoduchém, reflexním chování, jaké bylo zkoumáno například u novozélandských červenek severního ostrova (*Petroica longipes*), nebyla zaznamenána ani individuální laterality v používání nohy (Berggren 2006).

U slepic byla zaznamenána pravostranná populační laterality. 81,6% zkoumaných zvířat vykazovalo během strhávání izolepy ze zobáku preference pravé končetiny (Rogers & Workman 1993). Při hrabání používá rovněž většina jedinců pravou nohu (Tommasi & Vallortigara 1999). Když bylo ale v rámci téže studie jedno oko kuřatům zalepeno, hrabali jedinci končetinou kontralaterální k otevřenému oku. To je překvapivý výsledek vzhledem k tomu, že chování binokulárních kuřat se více blíží chování těch se zalepeným pravým okem. Kuřata přitom preferují pravé oko, když hledají potravu. Levá hemisféra navíc bývá dominantní díky determinaci kuřecí mozkové lateralizace pozicí ve vejci (Rogers 2008). Autoři vyslovují závěr, že během hrabání je důležitější noha, na které kuře stojí. Tu je tedy potřeba kontrolovat hemisférou, která má přístup ke zrakovému vjemu. Opačná hemisféra řídí pak jen jednoduchou reflexní činnost, jakou je právě hrabání.

U holubů, kterým byla na zobák přilepena izolepa, nebyla zaznamenána populační ani individuální asymetrie v používání konkrétní dolní končetiny při jejím strhávání (Güntürkün et al. 1988).

Pštrosi naopak vykazují poměrně zřetelnou populační laterální (Baciadonna et al. 2010). Většina zvířat má v klidovém postoji předsunutou pravou dolní končetinu před levou. Pravá noha je rovněž preferována jako končetina, jejímž pohybem se zvíře uvede do pohybu (Baciadonna et al. 2010).

### **3.1.1.2 Končetinová preference u savců**

Výsledky, které ukazovaly převahu pravorukých šimpanzů nad levorukými, nebyly brány příliš vážně. Soudilo se, že opice držené v zajetí, tedy většina pokusných subjektů, přizpůsobují své chování společnosti, ve které žijí. Že vzorce chování přebírají od ošetřovatelů, praváků (Grew & Marchant 1997). Novější studie s většími vzorky však převahu pravorukých šimpanzů na úrovni populace potvrdily (Hopkins & Cantalupo 2005). Rozsáhlá metaanalýza (Hopkins 2006) navíc vyvrátila předpoklad, že je praváctví opic artefaktem chovu v zajetí.

Případy končetinové preference jsou nalézány i u jiných druhů opic, než našich nejbližších příbuzných (review - Fagot & Vauclair 1991). Zajímavé je srovnání, které ukazuje, že se souhlasná laterální většina jedinců v rámci populace projevuje pouze u složitějších manuálních činností, které vyžadují přesnost. Někteří jedinci preferují konkrétní končetinu i při provádění jednoduchých úkonů. Na úrovni populace je však používání obou končetin srovnatelné (Fagot & Vauclair 1991). Podobný fenomén byl zaznamenán i u šimpanzů a lidí. U některých primátů byla zaznamenána pouze individuální lateralizace. Například u kosmanů bělovousých (Hook & Rogers 2000) a u makiho trpasličího (Scheumann et al. 2011).

Velice konzistentní je preference pravé přední končetiny u potkanů (Güven et al. 2003). Ve studované populaci identifikoval Güven 72,7% zvířat jako praváky, když zkoumal, pomocí které přední končetiny získávají jídlo z otvoru. Tato preference je patrná především při složitějších manuálních činnostech (Ivanco et al. 1996). Během podobného experimentu zaznamenal Collins (1968) u myši laterální individualitu. V následujících letech ověřoval Collins hypotézu, podle které lze do značné míry preferovanou končetinu ovlivnit. Závěry byly v souladu s touto hypotézou. V prostředí, které stranilo preferenčnímu používání konkrétní končetiny, tuto přednostně používali 90% jedinců (Collins 1975).

Packovou preferenci vykazují i psi. Je zajímavé, že samci preferují většinou levou, kdežto samice pravou přední končetinu (Quaranta et al. 2004). V této studii měla zvířata za úkol odstranit si z čumáku izolepu. Následně byla zaznamenána končetina, kterou tak učinili. Stejný vzorec packvé preference ovlivněné pohlavím najdeme i u koček (Wells & Millsopp 2009).

Populační končetinová lateralita byla rovněž zaznamenána u klokanů (Giljov et al. 2012), delfínů (Sakai et al. 2006), koní (McGreevy & Rogers 2005), netopýřů (Zucca et al. 2010) a mrožů (Levermann et al. 2003). Individuální pak u kusu liščího (Megirian et al. 1977) a vačice krysí (Ivanco et al. 1996).

Lateralizované chování srovnatelné s končetinovou preferencí se může manifestovat i jinak. U keporkaků bylo zaznamenáno, že když se zvíře krmí u dna, preferuje jednu polovinu čelisti jako tu, která je v kontaktu s podkladem. To vede k oděrkám, podle kterých je zvíře následně identifikováno jako „pravák“ nebo „levák“. (Clapham et al. 1995). V rámci tohoto chování byla zaznamenána i pravostranná populační lateralita.

### **3.1.1.2.1 Neurální podklad savčí laterality**

Existuje přímé propojení preference končetiny s mozkovou asymetrií. U pravorukých šimpanzů je mozková kůra levé hemisféry zvrásněna více, než odpovídající struktura hemisféry pravé (Hopkins et al. 2007). U nepravorukých tato asymetrie chybí.

U kosmanů bělovousých (*Callitrix jacchus*) byly nalezeny signifikantní korelace mezi konkrétními mozkovými asymetriemi v sekundární somatosenzorické oblasti a mírou používání pravé ruky (Gorrie et al. 2008).

### **3.1.2 Stranová preference „turning bias“**

Dalším chováním, na jehož podobu může mít dopad lateralizace mozku je tendence zatáčet na určitou stranu. Casey a Karpinská zjistili, že v naivní populaci preferuje v T bludišti odbočení doleva 90% kuřat (Casey & Karpinski 1999).

U savců je obvykle tendence k zatočení na určitou stranu přisuzována zvýšené sekreci dopaminu ve striatu hemisféry kontralaterální k preferované odbočce (Zimmerberg et al. 1974). Nejedná se tedy v pravém slova smyslu o asymetrii konkrétní mozkové struktury. Hormonální regulace hraje roli v zatáček tendenci i u lidí (Mead & Hampson 1996).

Sobi mají při možnosti výběru odbočky tendenci zatočit doleva (Espmark & Kinderås 2002). Velká stáda sobů někdy vytvářejí „vír“ ten se obvykle točí proti směru hodinových ručiček, protože jednotlivá zvířata se stáčíjí vlevo.

U psů, konkrétně závodních chrtů, byla objevena korelace mezi preferencí packy a okrajem závodní dráhy, podél kterého pes během závodu běží (Schneider et al. 2012). Efekt však není příliš silný, takže nemusí nutně odrážet strukturální situaci v mozku zvířete.

## 3.2 Emoční lateralizace

### 3.2.1 Strach

Provedené výzkumy ukazují, že jsou zvířata obvykle vnímavější k přítomnosti predátora na levé straně. U vakomyší byla zaznamenána signifikantně vyšší reaktivita, když se model hada objevil v jejich levém monokulárním zorném poli (Lippolis et al. 2005). Stejně asymetrické antipredační chování bylo zaznamenáno u kuřat (Rogers 2000). Subjekty v této studii byly navíc rozděleny na silně a slabě lateralizované. Z výsledků vyplývá, že zvýšená reaktivita na predátora na levé straně je do jisté míry kompenzována sníženou pravostrannou reaktivitou (Rogers 2000). Dílem náhody bylo také zjištěno, že pokud uslyší slepice výstražné volání, které signalizuje přítomnost vzdušného predátora, podívá se vzhůru s největší pravděpodobností právě levým okem (Evans et al. 1993). Zdá se, jako by bylo levé oko předurčeno ke sledování potenciálního nebezpečí.

Tento rozdíl ve vnímavosti jednotlivých zorných polí je nejlépe popsán u obojživelníků. Ve velké srovnávací studii byly zkoumány únikové reakce jednoho jihoamerického (*Bufo marinus*) a dvou evropských (*Bufo bufo*, *Bufo viridis*) druhů ropuch. I přes drobné rozdíly v konkrétním únikovém chování byla u všech tří druhů zaznamenána vyšší reaktivita na predátora v levém zorném poli (Lippolis et al. 2002).

Větší reaktivita na predátora zleva souvisí pravděpodobně s tím, že emoce strachu vzbuzuje vyšší aktivitu pravé hemisféry. Stimulem vyvolávajícím strach nemusí být přímo model predátora. Bylo zjištěno, že koně přecházejí do větší vzdálenosti, když se k nim přibližuje člověk otevírající deštník zleva, než zprava. Tedy když tento výjev zpracovává primárně pravá hemisféra (Austin & Rogers 2007). Psi zpracovávají zvuk hromu, který jim nahání hrůzu, také převážně v pravé hemisféře (Siniscalchi et al. 2008). A ač u nich aktivují vnitrodruhové signály především hemisféru levou, převáží v případě agresivního štěkotu, kterého se bojí, aktivita hemisféry pravé (Siniscalchi et al. 2008).

### 3.2.2 Agresivní chování

Podobně klíčovou roli hraje pravá hemisféra i při agresivním chování. V rámci vnitrodruhových střetů jsou zvířata agresivnější ke konkurenčním jedincům, které merčí levým okem. Kuřata mají tendenci zobnout cizí kuře především, když se pohybuje v jejich levém monokulárním zorném poli (Vallortigara et al. 2001). Během soubojů a hrozeb, které jim předchází, sledují samci Dželad svého soka častěji levým, než pravým okem (Casperd & Dunbar 1996).

### 3.2.3 Konflikt motivací

Jak lze soudit z výsledků uvedených výše, evokují silné emoce jako strach a agresivita aktivitu především pravé hemisféry. Je zajímavé postavit toto zjištění do srovnání se zvýšenou aktivitou hemisféry levé. Davidson je autorem hypotézy, podle které je konflikt mezi levou a pravou hemisférou

vlastně konfliktem dvou fundamentálních motivací (Davidson 2004). Motivací přiblížit se (approach) a motivací se stáhnout (withdrwal). Ač je tato hypotéza formulována v kontextu lidské neuropsychologie, má relevanci i pro vysvětlení mozkové lateralizace u zvířat. U psů je popsáno, že stimul, který vyvolává pozitivní reakci a tendenci se přiblížit (páníček) indukuje zvýšenou amplitudu vrtění ocasem doprava (což ukazuje na zvýšenou aktivitu levé hemisféry kvůli kontralaterálnímu zapojení ocasohybných svalů), kdežto spatření neznámého psa způsobí větší výchylku vrtění nalevo (Quaranta et al. 2007).

Někteří autoři spatřují jinou zásadní dichotomii ve funkci mozkových hemisfér. Jako klíčovou označují známost či neznámost stimulu (Vallortigara et al. 1999). Kuřata, která byla postavena před mříž, za kterou byl vidět červený míček, na který byla imprintována, obcházela tuto překážku z levé strany - udržovala visuální kontakt s míčkem pravým okem. Pokud byl předmět zájmu mírně obměněn (místo červeného míčku sledovala zvířata míček modrý) preferovala kuřata obcházení mříže zprava. V tuto chvíli sledovala míček okem levým. Stejně dopadly pokusy, kdy kuře sledovalo neznámého příslušníka téhož druhu (Vallortigara et al. 1999). Kontrola situace vždy náležela oku kontralaterálnímu k aktivované hemisféře. Stejný závěr vyplývá z toho, že když dostane kuře možnost sledovat konkrétní objekt pouze malou dírkou, použije obvykle oko pravé, když sleduje slepici (stimul známý) a oko levé, když sleduje malou žárovičku (stimul neznámý) (Dharmaretnam & Andrew 1994).

Stejně závěry vycházejí z několika studií na savcích. Preference levého oka během sledování neznámého stimulu byla potvrzena u koní (Larose et al. 2006) a u krav (Robins & Phillips 2010). U komby Garnettovy byla taktéž zkoumána závislost preferovaného oka na známosti stimulu (Rogers et al. 1994). Když se komby setkaly se známým stimulem, v tomto případě s experimentátorem, preferovaly k jeho pozorování levé oko. Při sledování stimulu neobvyklého (experimentátor v masce, hračka...) používaly oko pravé. Tyto výsledky lze interpretovat tak, že u komb je specializace hemisfér pro známý a neznámý vizuální stimul opačná než u ostatních studovaných zvířat. Pokud se na celou situaci podíváme z pohledu rozdílných motivací (přiblížení vs. stažení se) lze chování označit za souhlasné s chováním ostatních druhů zvířat. Hračka či maska vyvolávají zvědavost, kdežto experimentátor, ač známý, vyvolává buďto příliš silné emoce (ne nutně negativní) nebo zkrátka ve zvířatech evokuje jedinice, na kterého je dobré „dát si pozor“. To se mi však zdá nepravděpodobné. Zčásti proto, že potrava vyvolala u těchto zvířat preferenci levého oka. (Rogers et al. 1994) Je logičtější připustit, že specializace jednotlivých hemisfér ke zvládnání opačných motivací se může mezi jednotlivými druhy lišit. Překvapivé by na druhou stranu bylo, kdyby byla pro zpracování protichůdných motivací dominantní stejná hemisféra. Předmětem studie (Rogers et al. 1994) bylo navíc jen šest komb. Další práce s většími vzorky a dalšími příbuznými druhy mohou situaci objasnit.

### 3.3 Lateralizace zrakového vnímání

#### 3.3.1 Kategorizační procesy

U ptáků byla přítomnost visuální lateralizace zdokumentována pomocí tzv. testu oblázkové podlahy (Vallortigara et al. 2011). Zvíře má za úkol zobat zrní, které je náhodně rozházeno po podlaze klece, která je pokryta malými kamínky, které zrníčka připomínají. Následně se zaznamená přesnost, s jakou zvíře rozlišovalo kamínky od zrníček. Měří se buďto čas, za který zkonzumuje předem dané množství potravy, nebo počet zrníček, které sezoblo během časového limitu. Zvířata se obvykle testují binokulárně a následně monokulárně pro pravé i levé oko. Tento způsob nám umožňuje zjistit, která hemisféra lépe zvládá zpracování drobných detailů. U ptáků vedou totiž nervové dráhy z oka pouze do kontralaterální hemisféry (Rogers 2008), takže jen na ní leží odpovědnost za vnímání vizuálních stimulů. Takto můžeme zkoumat mozkovou lateralizaci i bez invazivních procedur. Pomocí testu oblázkové podlahy byla prokázána lepší kategorizační schopnost pravého oka potažmo levé hemisféry u kuřat (Rogers 2008), holubů (Güntürkün & Kesch 1987) a křepelek (Valenti et al. 2003). Neurálním podkladem tohoto rozdílu je s největší pravděpodobností asymetrie v thalamofugální dráze (Rogers 2008).

Rozdíl mezi malým kamínkem a zrníčkem je v drobných detailech, což v kontextu výsledků ukazuje na dominanci levé hemisféry pro rozeznávání detailů. Detaily však nejsou vše. Zdá se, že každá hemisféra se zaměřuje na jiné atributy, které prostředí poskytuje. Yamazaki se spolupracovníky (2007) naučil holuby rozlišovat mezi obrázky s lidmi a bez nich a následně testoval binokulárně i monokulárně schopnost ptáků aplikovat naučenou kategorizaci na obrázky nové. V testech, které následovaly, tým zkoumal, zda se holubi při tomto rozlišování spoléhají na zapamatování konkrétních znaků, či na pochopení konceptu. Byly použity fotografie vzniklé složením známých obrázků lidí a scénérií s dosud nepoužitými. Také bylo zkoumáno, do jaké míry vnímá konkrétní hemisféra globální a lokální informace za použití známých fotografií s do určité míry zrnitým obrazem, a zda záleží na uspořádání, přičemž použily obrázky se špatně uspořádanými lidskými postavami. Výsledky naznačují, že levá hemisféra vytváří koncepty a soustředí se na lokální znaky, kdežto hemisféra pravá spoléhá na zapamatované příklady a záleží jí na globální konfiguraci.

Podobné rozdělení kompetencí vykazují i polokoule mozku lidského. Když si mají pacienti s jednou poškozenou hemisférou prohlédnout velké tiskací H, které je tvořeno malými tiskacími A a následně obrazec z paměti překreslit, dostaneme od těch, kteří jsou odkázáni pouze na levou hemisféru papír s náhodně rozházenými áčky a od těch s funkční pouze hemisférou pravou jen jedno velké tiskací H (MacNeilage et al. 2009).

U lidí je dobře zdokumentována nadřazenost levého zorného pole během rozpoznávání obličejů (Broman 1978). Podobná asymetrie byla zaznamenána i u ovcí (Peirce et al. 2000) a kuřat (Deng & Rogers 2002). Tato dominance pravé hemisféry může být také důsledkem její zvýšené

emocionality. U pisil čáponohých vyvolávala větší tendenci k páření samice v levém zorném poli (Ventolini et al. 2005). Je patrné, že vizuální rozpoznávání jiných jedinců se řídí jinými mechanismy než prostá diskriminační činnost.

### 3.3.2 Prostorová orientace

Výzkum prostorové orientace přináší objevy dalších odlišností ve zpracovávání informací jednotlivými hemisférami. Tým italských vědců (Vallortigara et al. 2004) vytrénoval kuřata, aby si stoupla do správného rohu v ohrádce obdélníkového tvaru. Kromě samotného tvaru se kuřata mohla orientovat i podle různých tabulek v jednotlivých rozích, které poskytovaly negeometrické vodítko. Během následných experimentů bylo kuřatům vždy jedno oko zakryto. Když byly tabulky odstraněny, dokázala se levoooká kuřata zorientovat i pomocí zbývající geometrické informace. Pravoooká nikoli. Pokud byla kuřatům odebrána možnost orientovat se podle geometrie prostoru (test se odehrával ve čtvercové ohrádce), zorientovaly se podle tabulek úspěšně jedinci obou skupin. Následně byly tabulky přeházeny, takže ukazovaly na správnost jiného rohu, než geometrické vodítko. V takovém případě spoléhala levoooká kuřata na informaci geometrickou, kdežto pravoooká na negeometrickou. Pokud byla kuřata cvičena k rozpoznání správného rohu bez přídavných panelů. Zorientovala se i pravoooká kuřata, ale hůře než levoooká. Výsledky poukazují na rozdílné zpracování optických vjemů během orientace v jednotlivých hemisférách, přičemž pravá přebírá kontrolu při vnímání geometrie prostoru, což umožňuje levé soustředit se na negeometrická vodítka. Pokud je mozku poskytnuta jen jedna kategorie vodítek, zvládnou obě hemisféry využít ji. (Vallortigara et al. 2004)

U potkanů (*Rattus norvegicus*), byla rovněž zjištěna nadřazenost pravé hemisféry při prostorové orientaci (Cowell et al. 1997). Tato studie rovněž ukázala, že braní potkaních mláďat do ruky (handling) mělo vliv na míru jejich mozkové lateralizace. Zvířata, se kterými nebylo manipulováno, byla lateralizována slabě (Cowell et al. 1997).

Rozdílné zpracování informací o prostoru v jednotlivých hemisférách bylo zkoumáno také během dalšího testu, kdy měla kuřata za úkol postavit se do středu ohrádky (Tommasi & Vallortigara 2001). Kuřata se během tréninku naučí střed lokalizovat jen na základě geometrické informace a binokulárně nemají později problém tuto vlastnost prostoru zobecnit a staví se do středu i v ohrádkách, které se svými rozměry liší od té tréninkové (Tommasi et al. 1997). Během monokulárního testování se výkon pravoookých a levoookých kuřat liší. Levoooká se do středu staví, ale pravoooká mají tendenci udržovat vzdálenost od dvou sousedních stěn takovou, jako kdyby stála ve středu tréninkové ohrádky. Vzdálenost od zbývajících dvou stěn se, podle toho, jak velká je ohrádka testovací, změní. Výsledky odhalují nápadný rozdíl ve vnímání prostorových vodítek. Levá hemisféra věnuje pozornost především vzdálenosti absolutní, kdežto pravá se soustředí na vzdálenost relativní (Tommasi & Vallortigara 2001).

U lidí probíhá rovněž zpracování prostorových vjemů v pravé hemisféře (Vogel et al. 2003). U primátů byly též nalezeny příklady preferenčního zpracování prostorových vjemů v pravé hemisféře,

ale některé studie vyšly i opačně (review - Oleksiak et al. 2011). Tyto výsledky však mohou být zavádějící, neboť zvířata mohla uměle vytvořené problémy (většinou paralely těch lidských) řešit jinak než pouhým prostorovým vnímáním. Myslím si, že lidé nejsou mezi primáty unikátem, co se týče hemisferické specializace pro prostorovou orientaci. Je však možné, že je tento rozdíl u člověka nejvíce patrný díky jeho nejvýraznější levostranné hemisferické specializaci pro mezidruhovou komunikaci (Joly, Pallier, et al. 2012).

### 3.3.3 Magnetorecepce

Některé druhy ptáků dokážou vnímat magnetické pole země a orientovat se podle něj. Toto vnímání závisí na vnímání světla pomocí očí a je předmětem výzkumu (Wiltschko & Wiltschko 2001). Jeho lateralizace se dá dobře zkoumat zakrýváním jednotlivých očí. U evropských červenek byla zjištěna silná populační lateralita v používání pravého oka během magnetorecepce (Wiltschko et al. 2002). Ptáci se zalepeným pravým okem byli dezorientovaní. Ti, kterým bylo zalepeno oko levé, určitě jih dokázali (Wiltschko et al. 2002). Později se ukázalo, že ač je tato mozková asymetrie v rámci populace velice konzistentní, vykazuje mladý pták schopnost orientovat se podle magnetického pole oběma očima. Specializace levé hemisféry v průběhu života sílí (Gehring et al. 2012). Může tomu tak být proto, že obě oči poskytují mozku prakticky totožnou informaci o magnetickém poli. Naproti tomu pokud ptáci vnímají bezprostřední okolí, přináší každé funkční oko určitý bonus, což zabrání ve vývoji takto výrazné lateralizace (Gehring et al. 2012).

Magnetorecepce byla zkoumána i u holubů. Získány byly podobné výsledky jako u červenek. Zatímco levé mozková hemisféra dokázala holuba navigovat sama o sobě, pravá často zaměňovala správný směr a směr přesně opačný. Dokázala vnímat rovinu magnetického pole, ne však směr siločar (Wilzeck et al. 2010). Podobné práce na dalších druzích ptáků by mohli pomoci odhalit evoluční původ lateralizace magnetorecepce.

### 3.3.4 Neurální podklad optické lateralizace

Neurální základy lateralizace vnímání vizuálních podnětů byly odhalovány pomocí technologie zvané single cell recording. U holubů byla zaznamenávána aktivita pravého či levého *nucleu rotundu* a zároveň bylo stimulováno kontralaterální, nebo ipsilaterální oko (Folta et al. 2004). Bylo zjištěno, že vizuální signál dorazí do pravého thalamu o 18% rychleji, kdežto buněčná aktivace levého rotundu trvá o 27% déle. Výsledky jsou v souladu se zjištěním, že holubi reagují rychleji s aktivním levým okem (pravou hemisférou), kdežto pravé oko (levá hemisféra) podává lepší výkon během rozpoznávacích procesů (Giorgio Vallortigara et al. 2011). Když byla zkoumána dráha sestupná, byla objevena lateralizace ještě výraznější. Všechny buňky thalamu aktivované sestupnými drahami z předního mozku byly pod kontrolou výhradně levé hemisféry. To, že pravý thalamus díky tomuto rozdílu integruje informaci z levého i pravého oka, kdežto levý ne, může být příčinou známých asymetrií v prostorovém vnímání (Folta et al. 2004).



Vnímání informací založených na geometrii prostoru záleží, zdá se, na funkci hipokampu (Tommasi et al. 2003). Kuřata s poškozeným hipokampem byla cvičena tak, aby našla potravu pod vrstvou pilin. Potrava se nacházela ve středu klece a její umístění bylo zároveň označeno. Během testování byla značka odstraněna či přemístěna. Kuřata s lézí v levém hipokampu a kuřata s intaktním mozkem hledala potravu správně uprostřed klece. Kuřata s lézí hipokampu pravého stejně jako kuřata s oboustranným poškozením byla naprosto dezorientovaná (pokud byla značka odstraněna), nebo hledala na nesprávném místě (v případě přemístění značky). Výsledky ukazují, že zpracování geometrických vlastností prostoru jezávislé na hipokampu pravé hemisféry. Zpracování lokálních detailů je naproti tomu na této části mozku nezávislé (Tommasi et al. 2003).

Magnetická rezonance odhalila pravostrannou populační lateralizaci ve velikosti hipokampu u šimpanzů (Freeman et al. 2004). Můžeme se dohadovat, že je tomu tak v důsledku její dominantní role v prostorové orientaci, jako je tomu například u kuřat (Tommasi et al. 2003). Vzhledem k nekonzistentním výsledkům prostorové orientace u primátů však stojí tento předpoklad na příliš vratkých základech

### **3.4 Komunikace a vnitrodruhové signály**

Tak jako přisuzujeme pravé hemisféře zásadní roli, pokud jde o prostorovou orientaci, hraje ta levá dominantní úlohu při dorozumívání se s ostatními příslušníky druhu. U člověka nacházíme dvě zásadní řečová centra. Brocovo centrum, které zodpovídá za produkci mluveného slova a Wernickeovo centrum sensorické (Fadiga et al. 2006). Obě centra se nachází u většiny populace v levé hemisféře, přičemž jejich výjimečné umístění napravo je častější u leváků (Van der Haegen et al. 2012). Bylo zjištěno, že ač je levostranná specializace velmi výrazná, podílí se na porozumění určitých aspektů řeči i hemisféra pravá. Pacienti s poškozeným pravostranným homologem Wernickeova centra vykazují sníženou schopnost porozumět vtípům a metaforám (Harpaz et al. 2009).

Hemisférická specializace pro zpracování a produkci vnitrodruhových signálů se stala kvalitou, po které se začalo pátrat i u zvířat. Pátrání bylo úspěšné, ač se zvířata nedorozumívají zdaleka tak komplexním způsobem, jako lidé.

#### **3.4.1 Produkce vokalizace**

Oblíbeným terčem zkoumání zvířecích ekvivalentů řečových center jsou naši nejbližší příbuzní, primáti. V jejich mozcích nalézáme struktury, které těm lidským odpovídají funkčně i anatomicky. Pomocí magnetické rezonance bylo zjištěno, že je u lidoopů přítomna stejná asymetrie v oblasti 44 Brodmanovy mapy mozkové kůry jako u lidí (Cantalupo & Hopkins 2001). Tato oblast je u člověka obvykle větší v levé hemisféře a ohraničuje podstatnou část Brocova centra (Fadiga et al. 2006). Zkoumány byly mozky šimpanzů učenlivých, šimpanzů bonobo a goril (Cantalupo & Hopkins 2001). U kosmanů bělovousých bylo pozorováno, že při přátelské sociální komunikaci otevírají tlamu

více na pravé straně. Opačný jev byl pozorován, když opice vyjadřovaly strach (Hook-Costigan & Rogers 1998). Výsledky svědčí pro zvýšenou aktivitu levé hemisféry při vnitrodruhové komunikaci a pravé při silných emocích. Primáti však nekomunikují pouze vokálně. Levá hemisféra hraje hlavní roli i během gestické komunikace. U šimpanzů se potvrdilo, že signalizování ve znakové řeči aktivuje homolog Brocova centra (Tagliabata et al. 2008). Většina pavíánů gestikuluje převážně pravou rukou (Meguerditchian & Vauclair 2006). Autoři se domnívají, že právě levá hemisférická dominance během gestikulace je prekursorem pro konzistentní lateralizaci řečových center u lidí (Meguerditchian & Vauclair 2006).

U ptáků je důležité brát v úvahu rozdíl mezi lateralizací periferní vokální produkce a lateralizací centrální vokální produkce. Periferní vokální produkce se týká motorického ovládnutí syringu, orgánu, pomocí kterého ptáci vyluzují zpěv. Syrinx je složen ze dvou částí. Každá reguluje průchod vzduchu jednou průduškou a je ovládána primárně telencefalickým premotorickým hlasovým centrem ipsilaterální hemisféry (Wild et al. 2000). Některé ptačí druhy vykazují preferenční používání jedné poloviny syringu před druhou, bývá to ale spíše výjimka (Ocklenburg et al. 2013). Narážíme však na případy, kdy je každá část syringu specializovaná na zpěv tónů o určitých frekvencích. Kanárci používají levou polovinu syringu pro zpěv tónů nižších, zatímco pravá polovina slouží k vyluzování tónů vysokých (Suthers et al. 2004). Podobný specializační vzorec byl identifikován i u jiných druhů pěvců. Například u drozdce mnohohlasého (Zollinger & Suthers 2004).

Navazující výzkum odhalil, že samice kanárů preferují samce, kteří do zpěvu začleňují množství tzv. sexy slabik, sekvencí rychle se střídajících vysokých a nízkých tónů (Suthers et al. 2012). To, jak je jedinec schopen podobné vzorce zazpívat odráží jeho schopnost rychlého, přesně koordinovaného mezi hemisférického přepínání. To je zásadní při mnoha motorických a senzorických procesech, které vyžadují specializované zapojení obou hemisfér a je výhodné předat tuto schopnost potomkům (Suthers et al. 2012).

Výzkum lateralizace centrální vokální produkce se zabývá asymetrií vyššího hlasového centra (HVC). Toto jádro koncového mozku nejen, že zodpovídá za iniciaci zpěvu samotného, ale je aktivováno i při poslechu zpěvu jiných jedinců a učení se mu (Moorman et al. 2012). Konzistentní lateralizace tohoto centra napříč ptačími druhy nebyla přesvědčivě prokázána. Z prací vycházejí i protichůdné výsledky (Ocklenburg et al. 2013 - review). Ukázalo se ale, že poškození levého HVC má na kanáří zpěv vážnější důsledky, než léze pravého HVC (Halle et al. 2003).

Řada studií ohledně produkce vokalizace byla provedena i u papoušků a to kvůli schopnosti některých druhů napodobovat lidskou řeč. Žádná lateralizace hlasových center však zaznamenaná nebyla (Ocklenburg et al. 2013).

Výzkum lateralizace produkce vokalizace u zvířat je zatím dost nekonzistentní. Terčem zájmu jsou velmi vzdálené skupiny obratlovců (pěvci a primáti) a i u nich je prostudován jen zlomek druhů.

### 3.4.2 Percepce vokalizace

Lateralizaci vnímání mezidruhových signálů je naproti tomu věnována značná pozornost. Je tomu tak především díky tomu, že percepce vokalizace se podstatně lépe studuje. Stačí zvíře vystavit konkrétnímu akustickému stimulu z obou stran a sledovat, kterým směrem napře svou pozornost.

Tímto způsobem byla zkoumána percepce vokalizace například u psů. Experimentálně bylo zjištěno, že mají psi tendenci otáčet hlavu doprava, když uslyší hlasové projevy jiného psa (Siniscalchi et al. 2008). To indikuje dominanci levé hemisféry při zpracování těchto vjemů. Když ale neznámý štěkot vyvolá intenzivní emoce, jako například strach, bude po zdroji pátrat zvíře spíše vlevo, jelikož aktivita pravé hemisféry převáží (Reinholz-Trojan et al. 2012). Práce uvádí, že stejnou reakci vyvolá například i kočičí mňoukání.

Pomocí podobného experimentu byl stejný vzorec lateralizace identifikován i u lachtana kalifornského (Böye et al. 2005). Za lachtáním voláním se doprava otáčeli jak mladí, tak dospělí jedinci. Tato tendence nebyla pozorována u lachtaních kojenců. Experimentátoři předpokládají, že lachtání mozek musí od narození projít určitým vývojem, během něhož je vystaven vokalizacím starších jedinců, než je schopen tyto signály správně dekodovat (Böye et al. 2005). Vokalizace psů a primátů orientovanou tendenci nevyvolávali u žádné věkové skupiny lachtanů.

Během pokusů na koních, kdy byl kromě otáčení hlavy monitorován i pohyb uší, byla jako jeden z faktorů zahrnuta i příbuznost či známost jedince, který akustický signál vydal (Basile, Boivin, et al. 2009). Zjistilo se, že nejsilněji dominuje levá hemisféra během zpracování signálů známého souseda. Během vnímání zaržání rodinného příslušníka rozdíl mezi hemisférami tak výrazný není. Uši se však častěji otočí vlevo v případě zaslechnutí cizího koně, což je v souladu s teoriemi o dominanci pravé hemisféry při vnímání potenciálního nebezpečí (Basile, Boivin, et al. 2009).

Otáčení hlavy za zvukem bylo rovněž použito jako ukazatel aktivnější hemisféry během studie, která srovnávala chování holčiček (9-10 let) a samic kočkodana Campbellova. Vokalizace, na které subjekty reagovaly, byly rozděleny do čtyř kategorií podle toho, zda byly přátelské nebo nepřátelské a zda je vydával známý nebo neznámý jedinec. Signifikantní rozdíl v preferovaném směru otočení hlavy byl u obou druhů nalezen pouze při zaslechnutí „negativního“ stimulu vyluzovaného známým jedincem. Je zajímavé, že u holčiček vyvolával otočení vpravo a u vřešťanek vlevo (Basile, Lemasson, et al. 2009).

Velká část výzkumu na primátech je prováděna pomocí funkčních zobrazovacích metod. Tyto metody umožňují přímo sledovat, které části mozku živých zvířat vykazují zvýšenou aktivitu v reakci na určitý stimul. Výsledky z jednotlivých hemisfér jsou následně porovnávány. Pomocí pozitronové emisní tomografie (PET) byla například zkoumána aktivita mozku makaků rhesusů. Během poslechu vnitrodruhových signálů byla zjištěna vyšší aktivita v pólu levého spánkového laloku (Poremba et al. 2004). Lidská řeč ani jiné kontrolní stimuly tuto aktivitu nevyvolaly. Rozdíl mezi hemisférami navíc zmizel, pokud zvíře před testováním prodělalo komisurotomii, což naznačuje, že vnitrodruhové

signály vyvolají mezihemisférické konfliktní interakce, které soustředí zpracování těchto signálů do specializované oblasti jedné z hemisfér (Poremba et al. 2004). Podobné výsledky podala i studie, která mozkovou aktivitu makaků měřila pomocí funkční magnetické rezonance (Joly, Ramus, et al. 2012). Je zajímavé, že lidská řeč, další zkoumaný stimul, vyvolávala ještě výraznější aktivitu levé hemisféry. Autoři navrhuji hypotézu, podle které levá hemisféra zpracovává především komplexní zvukové vzorce. Ty obsahují i některé opičí vokalizace, ale v daleko větší míře jimi oplývá právě řeč (Joly, Ramus, et al. 2012). V lidském mozku však opičí vokalizace odpovídá blízkou reakci na řeč nevyvolávají (Joly, Pallier, et al. 2012).

U šimpanzů odhalila magnetická rezonance přítomnost struktur homologických k Wernickeovu centru a jejich umístění v levé hemisféře (Spociter et al. 2010). Nejbližší příbuzní primátů, letouni se rovněž stali předmětem výzkumu lateralizace. Při studiu mozku netopýra kníratého byla měřena neurální hustota v oblasti DSCF (oblast sluchové kůry, která vnímá vysokofrekvenční zvuky a je schopna analyzovat Dopplerův jev). Tato oblast se podílí i na vnímání vnitrodruhových signálů (Sherwood et al. 2005). U jednotlivých kusů byl patrný rozdíl mezi pravou a levou hemisférou. Lateralizace na úrovni populace však zaznamenána nebyla (Sherwood et al. 2005).

Zdá se, že specializace levé hemisféry pro zpracování sociálních vokalizací je mezi savci velice rozšířený znak. Zvláště data získaná výzkumem primátů jsou velice přesvědčivá (najdou se však i výjimky (Schenker et al. 2010)). U ptáků výsledky tak konzistentní nejsou. Mozková aktivita jednotlivých hemisfér mozku zebřiček byla monitorována elektrodami, díky čemuž se zjistilo, že poslech vnitrodruhového zpěvu vede k větší aktivitě pravé hemisféry (Phan & Vicario 2010). Podobné závěry vyplývají i ze studia špačků (George et al. 2002), avšak výsledky nejsou tak přesvědčivé a vzhledem k malému počtu studovaných ptáků nemůžeme prokázat konzistentní lateralizaci v rámci populace. Individuální lateralizaci ptáci vykazovali (George et al. 2002). Pomocí orientovaného otáčení za stimulem byla, podobně jako u savců, studována mozková lateralizace harpyjí (Palleroni & Hauser 2003). Subjekty byly rozděleny podle toho, zda měli zkušenosti s lovem. U nezkušených jedinců vyvolal hlas jiné harpyje sklon k otočení hlavy doprava, což by svědčilo o levé hemisférické dominanci pro zpracování vnitrodruhových signálů. Hlas vřešťanů, tinam a neutrální zvuk vyvolaly tendenci opačnou. Zkušení jedinci vykazovali shodné tendence s tím rozdílem, že hlas vřešťanů, kteří jsou nejčastější kořistí harpyjí, vyvolal rovněž zvýšenou aktivitu levé hemisféry. Nabízí se závěr, že levá hemisféra je dominantní při zpracování významných zvuků (Palleroni & Hauser 2003).

Percepce vokalizace je, jak naznačují dosavadní výzkumy, u ptáků i savců lateralizována alespoň na individuální úrovni.

## 4. Genetika a vývoj lateralizace

Jak bude mozek konkrétního zvířete asymetrický, záleží na souhře genů, kterými je vybaveno a následným ontogenetickým vývojem. S určitou predispozicí k mozkové lateralizaci se jedinec rodí. U člověka bylo navrženo několik modelů, které vysvětlují dědičnost preferované ruky (Corballis 2009). Poměrně životaschopný je model jediného genu, pro který existují dvě alely: RS+ (right shift) alela, která zvyšuje pravděpodobnost preferenčního používání pravačky a RS–, která nechává lateralitu náhodě, ale zdá se, že konečný výsledek závisí i na hormonální regulaci a pohlaví (Corballis 2009). Konkrétní gen však dosud nebyl objeven, takže se jedná spíše o dohady. Navíc se zdá, že míra lateralizace vykazuje za určitých podmínek větší dědivost, než její směr (Nielsen et al. 1997).

Z výzkumů, které studují mozkovou lateralizaci v průběhu ontogenenze vyplývá závěr, že specializace jednotlivých hemisfér se v průběhu života vyvíjí (Böye et al. 2005) a prohlubuje (Gehring et al. 2012). Lateralizovaná reakce na určité podněty se může v průběhu života i měnit (Palleroni & Hauser 2003).

Na míru mozkové lateralizace má značný vliv i to, za jakých podmínek zvíře vyrůstá. Během zkoumání prostorové orientace u krys bylo zjištěno, že mláďata, která brali výzkumníci často do rukou a manipulovali s nimi (prováděli tzv. handling) měla mozky asymetrickější, než mláďata, kterým byla tato stimulace odepřena (Cowell et al. 1997).

Na mozkovou lateralizaci jedince mají vliv i faktory, které působí prenatalně, jakými jsou například hladiny jednotlivých hormonů (Pfannkuche et al. 2009). Na plod a jeho mozek mají však vliv i vlastnosti prostředí.

### 4.1 Fotostimulací podmíněná lateralizace

Kuřata se ukázala jako ideální modelová zvířata při zkoumání vývoje mozkové lateralizace a její funkce, neboť je možné míru mozkové asymetrie u jednotlivých jedinců vhodným způsobem upravovat.

Embryo téměř všech ptačích druhů je ve vejci umístěno tak, že má hlavu obrácenou vlevo a přitisknutou k tělu (Kuo 1932). Je tomu tak v posledních fázích vývoje embrya. Už je tak velké, že musí být ve vejci chytře složeno, aby se tam vůbec vešlo. Díky tomu je levé oko ptáček zastíněno tělem, kdežto pravé je obráceno směrem ven a světlo k němu proniká přes vaječné obaly. Právě přítomnost světla je klíčová pro stimulaci ptačího oka, jeho vývoj a vývoj příslušných mozkových struktur (Rogers 2008). Pravé oko (levá hemisféra), které mělo ke světlu přístup, je pak specializováno na rozpoznávání drobných detailů (Rogers 2008), zatímco oko levé (pravá hemisféra) přebírá kontrolu při obecnějších a přesnost méně náročných úkonech, které však vyžadují zapojení emočního okruhu) a hlavně bleskovou reflexní reakci (Rogers 1997).

Tohoto fenoménu využívá tým doktorky Rogersové při svých experimentech, kdy se část vajec vyvíjí po celou dobu ve tmě a část je v určitém intervalu během fotosenzitivní periody (17. až 21. den – kuře už je správně umístěno a má dostatečně vyvinuté oči) vystavena světlu. Z první skupiny vajec se vylíhnou Da kuřata (Dark-incubated) bez vyvinuté asymetrie v optické thalamofugální dráze. A z druhé Li kuřata (Light-exposed) u kterých je tato asymetrie přítomna (Rogers & Deng 1999). Da kuřata mají obecně větší problém při činnostech, které vyžadují přesné vizuální rozpoznávání detailů (zobání zrníček mezi kamínky) zvláště, když jsou testována monokulárně. Stejně chabé výkony podávají i Li kuřata, když jim zakryjeme pravé oko. Když však zabráníme používání oka levého, vedou si téměř stejně dobře, jako při binokulárním testování.

Mozkové hemisféry Li kuřat jsou dále specializovány takovým způsobem, že kuře vlastně preferuje vnímání určitých podnětů pravým (potrava) nebo levým (predátor, partner, soupeř) okem. Tato lateralizace není u Da kuřat přítomna a mezi Li jedinci ji ve zvýšené míře vykazují samci (Rogers 1997).

Podobně se dají připravit silně i slabě lateralizovaná holoubata, u kterých dokonce můžeme osvětlováním vajec ovlivnit tectofugální optickou dráhu a tu thalamofugální můžeme vhodným zalepováním očí upravovat i po vylíhnutí (Buschmann et al. 2006). Je tomu tak proto, že holub se, jakožto krmivý pták, líhne v časnějším stadiu vývoje nervové soustavy. Vývoj vizuální lateralizace u ptáků je zářným příkladem toho, jak na výsledné mozkové asymetrii spolupracují genetické faktory (pozice ve vejci je geneticky podmíněná) a vlivy prostředí (Vallortigara & Rogers 2005).

Budoucí práce pravděpodobně odhalí konkrétní mechanismy všech mozkových lateralizací napříč třídami obratlovců a snad budou objeveny i geny za ně zodpovědné. Pravá podstata jejich vývoje u jedince však už nezmění nic na faktu, že jsou mozkové lateralizace u obratlovců prakticky všudypřítomné. Je důležité vysvětlit evoluční význam mozkové lateralizace jako takové.

## **5. Evoluční význam lateralizace**

Lateralizace mozku je, jak je vidět z předchozích kapitol, přítomna u rozličných druhů napříč třídami obratlovců. Výzkumy z poslední doby naznačují, že lateralizované mozkové struktury najdeme i u bezobratlých (Frasnelli et al. 2012). Proč tomu ale tak je? Tyto mozkové asymetrie mívají zpravidla vliv na rozdíly v chování pravé a levé poloviny těla, které jsou jinak symetrické (Corballis 2009). Těla dvoustranně souměrných živočichů jsou rozdělena na dvě nestejně poloviny dorsoventrální a anteroposteriorní osou. To je pro tvora, který se pohybuje lineárně a zároveň na něj působí zemská přitažlivost bezpochyby výhodná organizace těla. Naproti tomu neexistuje žádný, z podstaty prostředí

plynoucí faktor, který by tlačil tělní plány k asymetrii pravo-levé. Bilaterálně umístěné stejnocenné končetiny (ploutve, nohy, křídla...) umožňují lineární pohyb kupředu, který je výhodnější, než orientovaný pohyb obloukový (Corballis 2009). Smyslová asymetrie zase za určitých podmínek znevýhodňuje organismus při střetu s predátorem (Vallortigara & Rogers 2005). Vnější bilaterální symetrie je zkrátka standardní, a samozřejmá vlastnost organismu (Palmer 2004). Na druhou stranu vnitřní organizace živočicha nepodléhá tak silným selekčním tlakům na dodržení této symetrie. Například umístění srdce, plic, jater, žaludku a dalších vnitřních orgánů obratlovců je zpravidla pravo-levě orientované. Tato orientace je navíc konzistentní v rámci populace (Palmer 2004). Děje se tak pravděpodobně kvůli efektivnějšímu „balení“ a pravděpodobně i fungování těchto orgánů. Jak je vidět, souměrnost ustupuje nesouměrnosti tam, kde se právě nesouměrnost prokáže jako výhodnější. Pěknou analogii nabízí Corballis (2009): „*Auta jsou také navenek symetrická. Když se ale podíváme pod kapotu, uvidíme asymetricky umístěný motor.*“ Toto uvažování nám může poskytnout jakýsi hrubý nástroj, pomocí kterého se můžeme s mozkovou lateralizací vyrovnat. Asymetrie zkrátka nahrazuje symetrii tam, kde se to hodí. Vnitřní orgány jsou, stejně jako motor auta, prakticky osvobozeny od přímého vlivu na vnější fungování organismu či stroje. Mozek naopak hraje prim ve vnímání i chování dotyčného živočicha. Na první pohled je navíc nervová soustava včetně mozku symetrická stejně jako tělo samotné. Je potřeba podívat se na evoluční význam lateralizace v širším kontextu.

## 5.1 Individuální lateralizace

### 5.1.1 Trade-off mezi velikostí mozku a neurální kapacitou

Když si koupí jižanský gentleman dva otroky, je pro něj výhodnější, když nechá jednoho vyučit ševcem a druhého kuchařem místo toho, aby nutil oba zvládnout mistrně jak práci u verpánku tak v kuchyni. V druhém případě by pravděpodobně skončil s mizernými botami i gulášem. Když se ale bude každý sluha věnovat jen jedné činnosti (ale zato pořádně), pán si pochutná a nohy bude mít jako v bavlnce. Stejně tak když se na konkrétní úkol specializuje jedna hemisféra, může se ta druhá věnovat činnosti jiné, což zvyšuje neurální kapacitu (Levy 1977)

V tomto podání se vlastně jedná o klasický příklad evolučního fenoménu trade-off, tedy něco za něco. Struktura, která zvyhodňuje svého nositele v určitém aspektu, ho naopak znevýhodňuje v aspektu jiném (Flegr 2009). Je příliš drahé mít obě hemisféry dokonalé v každém směru a je příliš nebezpečné mít obě levné, ale průměrné. Nejvýhodnější se jeví potlačit určité centrum v jedné hemisféře a z uspořené zdrojů zdokonalit totéž centrum v druhé. Můžeme tak dosáhnout kýžené maximalizace výpočetní kapacity bez zvýšení nákladů (Bullmore & Sporns 2012).

McGrew & Marchant (1999) objevili u šimpanzů korelaci mezi specializací jedince a jeho úspěchem při lovu termitů. Šimpanzi loví termity pomocí větvičky. Jednou rukou ji drží na konci a zasouvají ji do termitiště. Druhou rukou větvičku stabilizují a následně jí shrábnou vytažené termity. Někteří jedinci dokážou používat obě ruce rovnocenně, jiní preferují jednu z nich k zasouvání

větvičky a druhou ke sbírání termitů. Větší úspěch při lovu měli právě ti druzí (McGrew & Marchant 1999). Individuální mozková lateralizace má tedy evidentní vliv na úspěch jedince.

### **5.1.2 Předcházení mozkovým duplikacím**

Duplikace v mozku jen zabírají místo, které může být teoreticky využito jinak a lépe. Octomilky se symetričtějšími mozky (jejich FaqsII-expresující-struktura se nachází v obou hemisférách) mají oproti lateralizovaným jedincům výrazně omezenou dlouhodobou paměť (Pascual et al. 2004). Podle všeho chybí mouchám se symetrickým mozkiem neurální prostor, který lze využít k dlouhodobému uchovávání informací.(Pascual et al. 2004) Ten se u lateralizovaných jedinců realizuje na úkor FaqsII-expresující-struktury levé hemisféry.

#### **5.1.2.1 Kdy se duplikace vyplatí**

Tendence k odstraňování zbytečných duplikací je patrná, když srovnáme lateralizaci efektorovou (organismus je původcem děje) a recepční (organismus vnímá okolí) (Corballis 2009). Praváci hází podstatně lépe svou dominantní rukou. Při chytání rychle se pohybujících předmětů jsou však výkony obou horních končetin srovnatelné (Watson & Kimura 1989). Studie na pacientech, kteří se podrobili komisurotomii, ukazují, že produkce řeči závisí téměř výhradně na levé hemisféře, ačkoli schopnost porozumět jí je zachována i v pravé (Sperry 1982).

Obecně lze říci, že pozorujeme silnější evoluční tlak na zachování mozkové symetrie tam, kde jde o reakci na prostředí, které může působit stejně zprava i zleva. Tam kde naopak organismus sám okolní svět ovlivňuje, může své chování přizpůsobit tak, že těžší z jakékoli asymetrie, která mu umožní maximalizovat výkon. Komplexní motorické vzorce chování, jakými jsou řeč nebo jemná motorika, jsou relativně nezávislé na vlivu prostředí, takže mozková symetrie může být nahrazena hemisférickou specializací, která nabízí stejný výkon za nižší cenu (Corballis 2009). Tyto závěry potvrzuje studie, která porovnává chování potkanů a vačic (Ivanco et al. 1996). U obou druhů bylo zjištěno, že při složitějších manuálních úkonech, jakým je právě získávání jídla z otvoru, vykazují zvířata individuální lateralizaci. Při lovu živých cvrčků byla jak u vačic, tak u potkanů pozorována tendence zasáhnout ho packou, které byl blíže (Ivanco et al. 1996). Populační lateralizace zjišťována nebyla vzhledem k malému počtu testovaných zvířat.

### **5.1.3 Paralelní zpracování podnětů**

Jedna ze studií na kuřatech doktorky Rogersové (viz 4.1) zase testuje předpoklad, že lateralizace mozku zvyšuje schopnost organismu zpracovávat dva podněty současně (Rogers et al. 2004). Byl srovnáván výkon kuřat s různým stupněm lateralizace thalamofugální optické dráhy ve dvou úkolech současně. Kuřata byla podle způsobu inkubace rozdělena na Li kuřata (light-exposed), která vykazovala lateralizaci silnou, a Da kuřata (dark-inkubated) lateralizovaná slabě (Rogers et al. 2004). Jeden z úkolů zaměstnával především levou hemisféru (Kuřata vyzobávala zrníčka mezi



kamínky (Rogers 2000).) a ten druhý hemisféru pravou (Kuřata musela včas zpozorovat model predátora, který jim přeletěl nad hlavou (Rogers 2000).) Li kuřata byla v detekci predátora podstatně rychlejší než Da kuřata a to především, pokud měla možnost postřehnout predátora levým okem. Da kuřata dokonce v několika případech přelétajícího predátora nezaregistrovala vůbec. Co se týče rozpoznávání kamínků a zrníček byli rovněž úspěšnější silně lateralizovaní jedinci. Výkon Da kuřat se v tomto úkolu dokonce postupem času zhoršoval. Tato kuřata se zkrátka nebyla schopna věnovat dvěma činnostem současně. Když se ale mohla testovaná zvířata soustředit pouze na zobání, zlepšovala se v plnění úkolu i ta slabě lateralizovaná a rozdíl mezi jednotlivými skupinami nebyl tak markantní (Rogers 2000). Výsledky naznačují, že lateralizace mozku přináší značnou výhodu při paralelním zpracování podnětů.

#### **5.1.4 Hemisférická dominance**

Jedna z polokoulí lateralizovaného mozku je obvykle dominantní. To přináší klíčovou výhodu především živočichům s postranně umístěnými očima. U takového zvířete jsou na sobě totiž zorná pole do značné míry nezávislá. Když se navíc k laterálně umístěným očím přičte absence pohyblivého krku, jak je tomu například u většiny druhů ryb, nachází se živočich ve světě, jehož levá a pravá polovina se zcela liší. Takový organismus se může snadno ocitnout v situaci, která spouští dva nekompatibilní vzorce chování (Vallortigara 2000). Například pokud se dostane potenciální kořist do obou zorných polí současně, nemůže hypotetický tvor reagovat dostatečně rychle, neboť každá polovina mozku velí zaútočit jiným směrem (Vallortigara & Rogers 2005). Pouze, když v takové chvíli jedna z hemisfér převezme nad situací kontrolu, je zaručeno, že organismus, jehož poloviny musí jednat v souhře, vykáže jednoznačné chování (Vallortigara & Rogers 2005).

Nebezpečí hemisferického konfliktu přichází v úvahu nejen u zvířat s laterálně umístěnými očima. I u lidí může způsobit absence výraznější lateralizace mozkových struktur problémy. Průměrný lidský mozek má větší pravý čelní a levý týlní lalok oproti jejich ekvivalentům v opačných hemisférách. Bylo prokázáno (Foundas et al. 2003), že koktaví lidé tuto asymetrii postrádají.

#### **5.1.5 Pravo-levá diskriminace**

Zajímavá je také myšlenka, že mozek musí být asymetrický, aby jeho majitel dokázal rozpoznat kde je vpravo a kde vlevo (Corballis & Beale 1970). Nelze než souhlasit s tím, že dokonale bilaterálně symetrický stroj by sám o sobě nedokázal odlišit jednu svou stranu od druhé. Ze studií opravdu vychází závěr, že silněji lateralizovaní jedinci pocítují při určování stran menší problémy, než jejich slabě lateralizovaní kolegové (Harris & Gitterman 1978). Vzhledem ke stáří obou prací přičítají jejich autoři naši výjimečně vyvinutou schopnost pravo-levé diskriminace unikátně asymetrickému lidskému mozku. Je ale pravděpodobné, že vědomí vlastní středové osy a relativní polohy světa vůči ní není vlastní jen našemu druhu. Šimpanzi a dokonce i malpy dokážou plnit úkoly, které rozvinutou percepcí pravo/levosti vyžadují (Hopkins & Cantalupo 2010 - přehledné review). Podstatně lépe si

však zvířata poradí, když je předmětem testu rozlišování nahore/dole. Tento rozdíl je výraznější u malp. Šimpanzi si zase vedou hůře, než lidé. Tyto výsledky nasvědčují tomu, že s větším rozvojem mozku přichází i větší vědomé rozlišování polovin těla.

Může být předmětem diskuze, zda je schopnost pravo/levé diskriminace zásadní pro přežití zvířete. Zda může být hnacím motorem rozvoje mozkové lateralizace. Dle mého názoru je spíše symptomem její přítomnosti. V přírodních podmínkách se zvíře může směrově orientovat i bez vědomého rozdílu mezi pravou a levou stranou. Rys zkrátka vystartuje tím směrem, kde vidí zajíce. Ani kdyby člověk nedokázal určit pravou a levou stranu silnice, nezahynul by, jak anekdoticky tvrdí Corballis (2009). Zkrátka by se držel té strany vozovky, kde není volant.

### 5.1.6 Asymetrie jako nutnost

Mně osobně se velice líbí přemýšlet o asymetrii jako o nutnosti, která provází každý reálný objekt s osou souměrnosti. Rovnoramenný trojúhelník může být dokonale symetrický pouze v teoretické rovině, ve vzorcích, které jej popisují. Když se jej ale pokusíme takový narýsovat, nutně selžeme. Tu se nám uvolní z tuhy o několik krystalů grafitu víc, tu nám několik nešťastných celulózových vláken papíru vykrojí zub na úsečce. Totéž platí i pro mozek. Nelze realizovat dokonale symetrickou komplexní mozkovou strukturu, i kdyby taková byla zapsána v genetické informaci organismu. Vzhledem k tomu, jak se vytváří nové spoje mezi neurony, můžeme předpokládat, že jakákoliv malá odchylka by způsobila ve své blízkosti anomálie další, což by mělo za následek asymetrii dostatečně výraznou na to, aby ovlivnila chování organismu. Když se fluktuující asymetrie projeví jinde, například když vám vyroste řezák vpravo dole nakřivo, nic vážného se neděje. Když ale byla stejnou měrou nesouměrná mozková struktura, jejíž správná funkce závisí téměř na každé individuální buňce, a která by měla být symetrická, jednalo by se o vážný problém. Je tedy lépe s asymetriemi počítat a snažit se jich využít. Raději je usměrňovat, než se jim snažit vyhnout. V současné době nalézáme důkazy nesouměrnosti mozkových struktur u všech organismů, co nějaké mozkové struktury mají, včetně bezobratlých (Frasnelli et al. 2012). Lze tedy přijmout myšlenku, že funkční asymetrie je nutnou vlastností jakékoliv centralizované nervové soustavy.

### 5.1.7 Shrnutí

Jak vidíme výše, můžeme nalézt nejedeno vysvětlení toho, že jsou nervové soustavy jedinců lateralizované. Zkrátka se vyplatí specializovat jednotlivé hemisféry i za cenu toho, že to bude mít vliv na chování. Žábě se vyplatí hlídat si levou stranu těla lépe než pravou (Lippolis et al. 2002), pokud by si v opačném případě hlídala obě strany nedostatečně. Ať už se spokojíme s jakýmkoli vysvětlením, každé počítá s tím, že je v rámci druhu ustanoven optimální poměr mezi symetrií a specializací. O výhodě konkrétního směru lateralizace zatím nepadlo ani slovo. Proč má tedy většina zvířat (v rámci druhu 65 - 90% (Vallortigara & Rogers 2005)) k detekci predátora lépe přizpůsobenou pravou hemisféru (levé oko)? Copak není nasnadě, aby se predátor naučil útočit ze strany, která bývá obvykle

méně střežena? Nebylo by jednodušší a výhodnější aby byl poměr skupin 50:50? Je nutné vysvětlit i zastoupení konzistentně lateralizovaných jedinců v rámci populace.

## 5.2 Populační lateralizace

Že specializace hemisfér umožňuje zvýšení efektivity mozku a prosadí se tedy na úkor symetrie, nás už příliš nepřekvapí. Otázkou však zůstává, proč je velká většina mozkových lateralizací orientovaná na úrovni populace. Můžeme se domnívat, že je tato skutečnost pouze by-produktem exprese genů, které mají na svědomí nesouměrnost tělesnou. Genů, které orientují asymetrii gastrointestinálního traktu či srdce (Levin et al. 1995). Například fibroblastový růstový faktor, který se podílí na somatické asymetrii kuřete má vliv i na určité aspekty vývoje jeho mozku (Ohuchi et al. 2000). Že by však měly tyto a podobné geny vliv na behaviorální asymetrie zvířat a člověka se zdá nepravděpodobné (Malashichev & Wassersug 2004). Naproti tomu existuje slušné množství důkazů, že, alespoň u vyšších obratlovců, může být genová exprese zaručující přítomnost lateralizace mozku nezávislá na jejím směru. Například myši se podařilo uměle selektovat na míru packové preference, ale ne na preferenci konkrétní packy (Nielsen et al. 1997). Model jediného genu (viz 4.) navíc připouští, že i u člověka může být preferovaná ruka determinována náhodně. Přírodní selekce tedy teoreticky mohla vést k přítomnosti individuální lateralizace bez nutnosti vypořádávat se s nevýhodami, které s sebou nese lateralizace na úrovni populace (Vallortigara & Rogers 2005).

Z evolučního úhlu pohledu je odklon od symetrie, kdy je většina jedinců lateralizovaná stejným směrem nevýhodný, neboť zvyšuje předvídatelnost chování jedince. Pokud se predátoři naučí, že je většina kořisti citlivější na jejich přítomnost zleva, začnou této skutečnosti využívat a počet většinově lateralizovaných jedinců výrazně zredukuje. Tím se poměr opět vyrovná (MacNeilage et al. 2009). To, že často nalézáme nevyvážené stavy opačně lateralizovaných skupin v rámci druhu, znamená, že je tato disproporce dostatečně výhodná aby se vyvinula a v rámci druhu ustálila.

### 5.2.1 Populační lateralizace efektorová

Myslím si, že je chyba snažit se veškerou populační lateralizaci vysvětlit najednou. Je jistě pravda, že asymetrie v citlivosti na predátora může představovat problém, pokud je v rámci populace konzistentní. Preferenci konkrétní končetiny při manipulaci s potravou (Güven et al. 2003) však podobné omezení svazovat nemusí. Když organismus nereaguje na prostředí, ale sám je původcem děje, může lépe využít možnost výrazné hemisférické specializace (viz 5.1.2.1). A pokud je výrazná lateralizace mozku dostupná díky genofondu populace jen jednosměrná, nejedná se vlastně o konflikt dvou směrů mozkové lateralizace, ale o evoluční volbu mezi hemisférickou specializací a její absencí.

Tento případ lze domonstrovat na lidech za předpokladu, že přijmeme hypotézu jediného genu (viz 4.). Ve spojeném království bylo testováno 12 770 jedenáctiletých školáků, přičemž se zjistilo, že ti ambidextrální (bez jasné preference jedné ruky před druhou) si vedou hůře než praváci i leváci

v široké paletě úkolů, které zahrnují matematické příklady, porozumění textu a testy verbálních i neverbálních schopností (Crow et al. 1998). Autoři navrhují, že absence usměrňující alely RS+ má za následek zvýšené riziko, že bude jedinec trpět „hemisférickou nerozhodností“, která vyústí ve snížení jistých intelektuálních kvalit (Crow et al. 1998). Mnoho homozygotů RS— díky pravděpodobnosti skončí jako normální praváci či leváci, ale nevyhraněnou alelu předají dětem. V dlouhodobém horizontu může výše nastíněná situace vést k převládnutí alely RS+. Vysvětlení toho, že se v populaci zachovaly alely obě, mohou rovněž poskytnout výsledky zmíněné studie. Ukázalo se, že výkon testovaných osob stoupal se zvyšující se dominancí pravé ruky jen do určité míry. Následně se ustáli a při extrémní pravorukosti začal opět klesat (Crow et al. 1998). To svědčí o přítomnosti jisté heterozygotické výhody, neboť každá alela RS+ zvláště zvyšuje pravděpodobnost extrémního praváctví. Jedinci RS+— mají největší šanci, že míra jejich mozkové lateralizace bude „tak akorát“.

Existence leváků může být rovněž produktem evolučně stabilní strategie, kdy výhody plynoucí ze vzácnějšího fenotypu samotného (převaha leváků při soubojích (Raymond et al. 1996)) vyváží nevýhody spojené s rizikem hemisférické nerozhodnosti. Podobné mechanismy se mohou uplatňovat i u zvířat. Mnoho druhů vskutku vykazuje populační lateralitu v používání končetiny (viz 3.1.1) U některých z nich (hlavně u ptáků) to může být však i důsledek optické laterality (Brown & Magat 2011). Objev konkrétního genu a potvrzení teorie determinace končetinové preference jediným genem by umožnily hledání jeho homologu u zvířat s prokázanou populační lateralitou. Bez toho nemůžeme s jistotou vyřknout odpověď na otázku, zda je populační lateralita u lidí a zvířat společného evolučního původu, nebo zda se jedná o konvergentní vývoj. I od zvířat však pocházejí důkazy, že při určitých úkonech předčí lateralizovaní jedinci ty ambidextrální (McGrew & Marchant 1999).

Proti efektorové populační lateralizaci může také působit predáčnický tlak, pokud preferovaná končetina ovlivňuje chování jedince natolik, aby byla předvídatelná jeho úniková reakce. U vrcholových predátorů by se zase dokázala kořist lépe připravit na pravděpodobnější variantu útoku. Pokud však končetinová lateralita toto chování neovlivňuje, nebo ho ovlivňuje málo (a dosavadní výzkumy naznačují, že tomu tak je (Schneider et al. 2012), (Nielsen et al. 1997)), může konzistentně lateralizovaná populace vzniknout pouze jako by-produkt evoluční výhody výrazněji lateralizovaných jedinců. A to pravděpodobně i v případě složitější genetické determinace laterality, než je model jediného genu, který předpokládá existenci right shift alely a absenci left shift alely.

Počítačové modely možný vznik populační lateralizace na genetickém základě potvrzují. Pokud byl kritériem k přežití hypotetického jedince poměr výkonu modelované neuronové sítě o dvou hemisférách a nákladů na její výrobu a provoz, došlo během několika málo desítek generací ke vzniku silné populační lateralizace (Shkuro & Reggia 2003). Této práci bývá vytýkáno, že nezohledňuje hypotetický predáčnický tlak (Vallortigara & Rogers 2005) a zákony dědičnosti směru a míry lateralizace v modelu použité neodpovídají skutečnosti. Přesto si myslím, že v případě vysvětlení populační lateralizace efektorové nepostrádá tento výzkum relevanci.

## 5.2.2 Populační lateralizace recepční

### 5.2.2.1 Hypotéza ESS

Ačkoli některé druhy zvířat nevykazují populační lateralitu v používání končetin, téměř u všech zkoumaných obratlovců se projevuje rozdíl ve vnímání pravým a levým okem, který je v rámci druhu konzistentní. Vallortigara a Rogersová (2005) vysvětlují tento fenomén tím, že se organismu vyplatí být lateralizován stejně, jako ostatní příslušníci druhu v momentě, kdy s nimi přichází do kontaktu. Vše demonstrují na příkladu hejna ryb. Pro každou rybičku zvlášť je výhodné zůstat v hejnu, neboť pravděpodobnost, že bude snědena právě ona, je při střetu velké skupiny ryb s predátorem poměrně nízká (Burger & Gochfeld 2001). Velikost hejna je evolučními procesy optimalizovaná a jeho zmenšení by mělo vliv na pravděpodobnost přežití každého jedince (Vallortigara & Rogers 2005). Je proto výhodné manévrovat jako jeden muž. V případě, že se predátor blíží ze strany, je poměrně jasné, kam. Pokud ale připlouvá zepředu, nebo zezadu, musí rybky bez předchozí domluvy zareagovat a zároveň zůstat v hejnu. Vyplatí se jim tedy mít na populační úrovni jedno oko na predátora citlivější a jednu hemisféru připravenější k akci (Vallortigara & Rogers 2005). A to i za cenu, že predátor může předvídat pohyb hejna. Existenci opačně lateralizovaných jedinců lze vysvětlit za pomoci evolučně stabilní strategie (Smith 1976). Pokud se predátor naučí, že má hejno tendenci odbočit doleva, bude s tím počítat. V tu chvíli je výhodnější odbočit proti zvyklostem a plavat na vlastní pěst. Samozřejmě jen pokud to neudělá každý druhý. Jedinci s opačně orientovaným chováním musí zůstat v menšině.

Ghirlanda & Vallortigara (2004) kteří testovali model ESS matematicky, vysvětlují, že jedinci lateralizovaní souhlasně s většinou těží z výhod soudržnosti, ale na druhou stranu je predátor schopnější je ulovit (specializuje se na kořist, se kterou se setkává častěji). Výjimeční jedinci vyměňují ochranu skupiny za větší pravděpodobnost úniku při individuálním střetu s predátorem. Na frekvenci závislou selekcí je následně ustanovena rovnováha mezi oběma typy jedinců, vychýlená podle toho, jak velkou výhodu poskytuje jedinci ochrana skupiny (Ghirlanda & Vallortigara 2004)(Giorgio Vallortigara & Lsley J. Rogers 2005). Z toho důvodu by měly být na populační úrovni výrazněji lateralizované druhy žijící v hejnech. Míra populační lateralizace v závislosti na způsobu života studována byla (Bisazza et al. 2000). Šestnáct druhů ryb bylo nejprve testováno na přítomnost tendence se srocovat. Následně bylo u jednotlivých ryb identifikováno oko dominantní při sledování predátora. Všech šest srocujících se druhů vykazovalo vizuální lateralizaci na úrovni populace. Zbývajících deset bylo zařazeno do kategorie nesrocujících se a šest z nich vykazovalo pouze individuální lateralizaci (Bisazza et al. 2000). Výsledky jsou v souladu s navrhovanou hypotézou. To, že některé druhy vykazují populační lateralizaci, ač žijí jejich příslušníci soliterně, lze přisoudit evoluční historii druhu (Vallortigara & Rogers 2005). Jejich předek se sdružoval v hejnech a populační lateralizace dosud nevymizela. Rozdíly v zatáčecích tendencích nejsou nijak velké a jsou

odhalovány za vysoce specifických experimentálních podmínek, takže jejich skutečný vliv na fitness nemusí být tak značný, jak by se na první pohled mohlo zdát. Bylo rovněž navrženo, že ač žijí dospělci určitého druhu soliterně, sdružuje se alespoň plůdek, nebo i mladí jedinci. Mozková asymetrie pak rybám vydrží až do dospělosti (Vallortigara & Rogers 2005).

Pomocí matematické teorie her bylo rovněž demonstrováno, že v rámci sociálních druhů může populační lateralizace vzniknout i bez predačního tlaku pouze na základě vyvážení rovnováhy mezi kompetitivním a kooperativním chováním jedinců (Ghirlanda et al. 2009).

### **5.2.2.2 Lepší populační lateralizace, než žádná**

Poznamenal jsem (pod vlivem Vallortigary a Rogersové (2005)), že pokud by to bylo výhodnější, vyvinula by se pouze individuální lateralizace a nikoli populační. Možná stojí za to toto tvrzení, alespoň pro dobro argumentace, zpochybnit. Příklady, kterými je dokládána výhoda individuální lateralizace bez orientace na úrovni populace (viz 5.2) jsou z říše končetinové preference. Ta, jak jsem uvedl výše, nemusí být předmětem selekce na konkrétní směr. Kdyby u lidí neexistovala pro hypotetický gen, který určuje preferenci ruky alela RS+, vyskytoval by se v naší populaci stejný počet praváků a leváků. Vzhledem k tomu, že jsem postavil populační končetinovou lateralitu mimo tak často proklamovanou standardní hemisferickou dichotomii (5.2.1) musíme odvážně tvrzení o nezávislosti populační a individuální lateralizace znovu zvážit.

#### **5.2.2.2.1 Evoluční constraints**

Evoluce si nevymýšlí. Vybírá z dostupných možností. Je chyba chápat lateralizaci optických drah jen jako cosi, co způsobí, že všichni utečeme stejným směrem. Primární je zefektivnění paralelního zpracování podnětů, zrychlení reakcí, zlepšení diskriminačních procesů atd. (viz 5.1). Je možné, že to někdy jde pouze za cenu populační lateralizace, takže se může predátor připravit na častější únikovou reakci. U kořisti se lateralizace však stejně vyvine, pokud benefity převáží. Opačně lateralizovaní jedinci, na které narážíme, nemusí být perspektivní genetické výjimky, které přinesou blaho plynoucí z osamostatněné individuální lateralizace. Mohou představovat pouze exempláře bez orientace lateralizace, u kterých náhoda vedla k jednomu ze dvou stejně pravděpodobných výsledků. Náhodnost směru lateralizace je často spojena s její menší měrou (Crow et al. 1998). Výjimeční jedinci mohou sice těžit z výhody vzácnějšího fenotypu při střetu s predátorem, ale přitěžuje jim absence výraznější hemisferické specializace (Rogers et al. 2004). Navíc pokud se spáří dva takoví jedinci, bude vzácné, tedy výhodné, chování vykazovat pouze polovina jejich potomků. Všichni však budou podstupovat riziko spojené s menší specializovaností hemisfér.

Pokud by se v populaci objevila alela, která by tlačila lateralizaci opačným směrem, než orientační alela již přítomná, dostávaly by se tyto dvě do konfliktu. Heterozygotní jedinci by se pak ocitli ve slepé uličce nedostatečné hemisferické specializace stejně jako jedinci bez orientační alely.

Zdá se, že pokud je populace lateralizovaná, nemůže se, díky evolučním constraints dostat do stavu individuální lateralizace bez ztráty výhod lateralizace jako takové. Mozková asymetrie, která ústí v nerovnoměrné zpracování emocí (viz 3.2) se zdá konzistentní v rámci téměř všech studovaných druhů. Můžeme se dohadovat, že má společný evoluční původ. Že se objevila u společného předka již s nutným břemenem populační lateralizace (pravé oko – přesná diskriminace detailů, levé oko – rychlejší reflexní reakce).

#### **5.2.2.2 Primární optická lateralizace**

To, že nacházíme rozdíl mezi pravým a levým okem v citlivosti na přítomnost predátora v přesně stanovených experimentálních podmínkách nutně neznamena, že je zvíře při útoku z konkrétní strany výrazně zranitelnější. Zvířata se obvykle k potenciálnímu nebezpečí snaží nastavit dominantním okem (Vallortigara et al. 1999), (Casperd & Dunbar 1996), (Evans et al. 1993), čímž předcházejí situaci, kdy by mohly být terčem útoku z méně chráněné strany.

Navíc si myslím, že konflikt známý/neznámý a konflikt approach/withdrawal (popsané podrobně viz 3.2.3) jsou jen různá pojmenování pro tutéž dichotomii, z nichž ani jedno není přesné a proto dochází k nedorozumění. Nejpřesnější je asi rozdělení v tom smyslu, že levé oko a pravá hemisféra slouží k merčení objektů, které bývá životně důležité mít pod dohledem. Nevíme přesně, co nám může udělat modrý míček, tak budeme raději opatrní. Víme naprosto přesně, co nám může udělat neznámý dominantní pes, tak budeme ještě opatrnější. Když ale spatříme cosi, od čeho očekáváme chování přátelské a nezáludné (naše matka, míček, který považujeme za svou matku...) sledujeme ho okem „pomalejším“ a „pozornější“ oko použijeme ke zjišťování, zda nám nejde někdo po krku z druhé strany. Podle mě se jedná tedy jen o jednu jednoduchou lateralizaci, která způsobuje, že jedno z očí má efektivnější optickou dráhu, která spouští bleskovou reflexní akci v případě nebezpečí. Například kuřata mají lépe vyvinutou diskriminační schopnost v optické dráze pravého oka, neboť má v posledních fázích vývoje přístup ke světlu (Rogers 1997). To vše na úkor rychlosti s jakou se stihne signál z oka dostat do mozku (zrakové nervy přenášejí více informací po komplexnějších drahách). Lateralizace je tedy velice elegantním řešením evolučního trade-off mezi rychlostí přenosu vizuální informace a její přesností.

Pokud připustíme, že v případě absence populační lateralizace nemůžeme mít jistotu výrazné lateralizace individuální, která nám umožňuje lépe pozorovat okolí, nemusíme přikládat vznik recepční populační lateralizace nutnosti koordinovat své chování s chováním skupiny. Na výslednou míru primární optické lateralizace na individuální i populační úrovni má však zřejmě vliv i potřeba koordinovat chování jedince s chováním ostatních (viz 5.2.2.1) Příroda je příliš komplexní na to, abychom mohli zanedbat příspěvek tak významného vlivu jakým je společnost.

## 6. Aplikace teorií o vzniku populační lateralizace na příkladech

### 6.1 Metodika

Příklady lateralizovaného chování ptáků a savců, doložené studii, popsané v kapitole 3, byly seřazeny do přehledné tabulky. Na jednotlivé příklady chování byly aplikovány teorie vysvětlující možný původ populační lateralizace (viz 5.2). V diskuzi je následně navržena evoluční signifikance populačních lateralizací jednotlivých příkladů chování. Podle názoru, který zastávám, by měla být každá jednotlivá populační lateralizace buďto produktem primární optické lateralizace (PPOL) nebo geneticky determinovanou efektorovou lateralizací (GDEL).

### 6.2 Výsledky

práce	studované zvíře	chování	lateralizace individuální	lateralizace populační	dominantní hemisféra	evoluční původ - kapitola diskuze	
Magat & Brown 2009	australští papoušci	manipulace s předměty	ano	ano/ne	levá/pravá	PPOL - 6.3.2.1	
Rogers & Workman 1993	andulka vlnkovaná	manipulace s předměty	ano	ne	-		
Brown & Magat 2011	australští papoušci	manipulace s předměty	ano	ano/ne	levá/pravá		
Izawa et al. 2005	vrána hrubozobá	manipulace s předměty	ano	ne	-		
Berggren 2006	novozélandská červenka	hrabání v podkladu	ne	-	-	6.3.1	
Rogers & Workman 1993	slepice	manipulace s předměty	ano	ano	levá	PPOL - 6.3.2.1	
Tommasi & Vallortigara 1999	slepice	udržování rovnováhy	ano	ano	levá		
Güntürkün 1988	holub	manipulace s předměty	ne	-	-	6.3.1	
Baciadonna et al. 2010	pštros	iniciace pohybu	ano	ano	levá	GDEL - 6.3.4	
Hopkins & Cantalupo 2005	šimpanz	manuální činnost	ano	ano	levá	GDEL - 6.3.3	
Scheumann et al. 2011	maki trpasličí	uchopování jídla	ano	ne	-		
Güven et al. 2003	potkan	získávání jídla z otvoru	ano	ano	levá		
Collins 1968	myš	získávání jídla z otvoru	ano	ne	-		
Quaranta et al. 2004	psi (samci)	manipulace s předměty	ano	ano	pravá	GDEL - 6.3.3.1	
	feny	manipulace s předměty	ano	ano	levá		
Wells & Millsopp 2009	kocouři	manipulace s předměty	ano	ano	pravá		
	kočky	manipulace s předměty	ano	ano	levá		
Sakai et al. 2006	delfín	drbání kamaráda ploutví	ano	ano	pravá	PPOL - 6.3.2.2	
Giljov et al. 2012	klokkan	krmení se packou	ano	ano	pravá	GDEL - 6.3.3	
Clapham et al. 1995	keporkak	čeření dna čelistí	ano	ano	levá		
McGreevy & L.J. Rogers 2005	kůň	předsouvání přední nohy	ano	ano	pravá		
Zucca et al. 2010	létavec stěhovavý	šplhání po stěně	ano	ano	pravá		
Levermann et al. 2003	mrož	používání ploutve při krmení	ano	ano	levá		
Megirian et al. 1977	kusu liščí	získávání jídla z otvoru	ano	ne	-		
Ivanco et al. 1996	vačice krysí	získávání jídla z otvoru	ano	nezjišťováno	-		6.3.1
		lov packou	ne	-	-		
	potkan	získávání jídla z otvoru	ano	nezjišťováno	-	GDEL - 6.3.3	
		lov packou	ne	-	-	6.3.1	
Hook & Rogers 2000	kosman bělovousý	krmení se packou	ano	ne	-	GDEL - 6.3.3	
Casey & Karpinski 1999	kuře	turning bias	ano	ano	pravá	PPOL - 6.3.2.3	
Zimmerberg et al. 1974	potkan	turning bias	ano	nezjišťováno	-		
Mead & Hampson 1996	člověk	turning bias	ano	ano	pravá		
Espmark & Kinderås 2002	sob	turning bias	ano	ano	pravá		
Schneider et al. 2012	pes	turning bias	ano	ne	-		



Lippolis et al. 2005	vakomyš	reakce na predátora	ano	ano	pravá	PPOL - 6.3.2
Rogers 2000	kuře	reakce na predátora	ano	ano	pravá	
Evans et al. 1993	slepice	reakce na výstražné volání	ano	ano	pravá	
Lippolis et al. 2002	ropuchy	reakce na predátora	ano	ano	pravá	
Austin & Rogers 2007	kůň	strach	ano	ano	pravá	
Siniscalchi et al. 2008	pes	strach	ano	ano	pravá	
Vallortigara et al. 2001	kuře	agresivní chování	ano	ano	pravá	
Casperd & Dunbar 1996	dželada	agresivní chování	ano	ano	pravá	
Quaranta et al. 2007	pes	strach	ano	ano	pravá	
		vnímání přátelského stimulu	ano	ano	levá	
Vallortigara et al. 1999, Dharmaretnam & Andrew 1994	kuře	vnímání známého stimulu	ano	ano	levá	
		vnímání neznámého stimulu	ano	ano	pravá	
Larose et al. 2006	kůň	vnímání neznámého stimulu	ano	ano	pravá	
Robins & Phillips 2010)	domácí skot	vnímání neznámého stimulu	ano	ano	pravá	
Rogers et al. 1994	komba Garnettova	sledování známého stimulu	ano	ano	pravá	
		sledován neznámého stimulu	ano	ano	levá	
Rogers 2008	kuře	rozpoznávání detailů	ano	ano	levá	
Güntürkün & Kesch 1987	holub	rozpoznávání detailů	ano	ano	levá	
Valenti et al. 2003	křepelka	rozpoznávání detailů	ano	ano	levá	
Yamazaki et al. 2007	holub	vytváření abstraktních konceptů	ano	ano	levá	
		zapamatování konkrétních příkladů	ano	ano	pravá	
		vnímání lokálních detailů	ano	ano	levá	
		vnímání globálních souvislostí	ano	ano	pravá	
Broman 1978	člověk	rozpoznávání jednotlivců	ano	ano	pravá	
Peirce et al. 2000	ovce	rozpoznávání jednotlivců	ano	ano	pravá	
Deng & Rogers 2002	kuře	rozpoznávání jednotlivců	ano	ano	pravá	
Ventolini et al. 2005	pisila čáponohá	vnímání sexuálního partnera	ano	ano	pravá	
Vallortigara et al. 2004	kuře	prostorová orientace	ano	ano	pravá	
Cowell et al. 1997	potkan	prostorová orientace	ano	ano	pravá	
Tommasi & Vallortigara 2001,	kuře	vnímání relativní vzdálenosti	ano	ano	pravá	
		vnímání absolutní vzdálenosti	ano	ano	levá	
Vogel et al. 2003	člověk	prostorová orientace	ano	ano	pravá	
Oleksiak et al. 2011	primáti	prostorová orientace	ano	ano/ne	levá/pravá	
Folta et al. 2004	holub	rychlé zpracování zrakových vjemů	ano	ano	pravá	
		důkladné zpracování zrakových vjemů	ano	ano	levá	
Wiltschko et al. 2002	červenka	magnetorecepce	ano	ano	levá	
Wilzeck et al. 2010	holub	magnetorecepce	ano	ano	levá	
Fadiga et al. 2006	člověk	produkce řeči	ano	ano	levá	GDEL - 6.3.5
Cantalupo & Hopkins 2001	lidoopi	produkce sociálních signálů	ano	ano	levá	
Schenker et al. 2010	šimpanzi	produkce sociálních signálů	ano	ne	-	
Hook-Costigan & L J Rogers 1998	kosman bělovousý	produkce sociálních signálů	ano	ano	levá	
Tagliatalata et al. 2008	šimpanz	signalizační gestikulace	ano	ano	levá	
Meguerditchian & Vauclair 2006	pavián anubi	signalizační gestikulace	ano	ano	levá	
Suthers et al. 2004	kanárek	zpěv nízkých tónů	ano	ano	levá	
		zpěv vysokých tónů	ano	ano	pravá	
Zollinger & Suthers 2004	drozdec mnohohlasý	zpěv nízkých tónů	ano	ano	levá	GDEL - 6.3.6.1
		zpěv vysokých tónů	ano	ano	pravá	
Moorman et al. 2012	zebrčka (samec)	učení se zpěvu	ano	ano	levá	GDEL - 6.3.6
Halle et al. 2003)	kanárek	centrální hlasová produkce	ano	ano	levá	
Siniscalchi et al. 2008	pes	vnímání vnitrodruhových vokalizací	ano	ano	levá	GDEL - 6.3.5
Böye et al. 2005	lachtan kalifornský	vnímání vnitrodruhových vokalizací	ano	ano	levá	
Basile, Boivin et al. 2009	kůň	vnímání vnitrodruhových vokalizací	ano	ano	levá	
Basile, Lemasson et al. 2009	kočkodan Campbellův (samice)	zpracování nepřátelského hlasu známého jedince	ano	ano	pravá	GDEL - 6.3.5.1

	člověk (mláďě)	zpracování nepřátelského hlasu známého jedince	ano	ano	levá	
Poremba et al. 2004	makak rhesus	vnímání vnitrodruhových vokalizací	ano	ano	levá	GDEL - 6.3.5
Joly, Ramus, et al. 2012	makak rhesus	vnímání lidských vokalizací	ano	ano	levá	
Joly, Pallier, et al. 2012	člověk	vnímání vokalizací makaků	ne	-	-	
Spocter et al. 2010	šimpanz	vnímání vnitrodruhových vokalizací	ano	ano	levá	
Sherwood et al. 2005	netopýr kníratý	vnímání vnitrodruhových vokalizací	ano	ne	-	
Phan & Vicario 2010	zebříčka	vnímání vnitrodruhových vokalizací	ano	ano	pravá	GDEL - 6.3.6
George et al. 2002	špaček	vnímání vnitrodruhových vokalizací	ano	ne	-	
Palleroni & Hauser 2003	harpyje	vnímání relevantních zvuků	ano	ano	levá	

## 6.3 Diskuze

### 6.3.1 Jednoduché reflexní chování bez lateralizace

Chování, u kterého nebyla zjištěna žádná lateralizace, bývá dostatečně jednoduché, nevyžaduje výraznou specializaci. To, jak se bude zvíře chovat, nezáleží na asymetrii jeho mozku, ale na podmínkách prostředí. Novozélandská červenka severního ostrova (*Petroica longipes*) hledá potravu tak, že rychlým třesením končetiny rozhrabává lesní půdu. Pokud při tom stojí ve svahu, hrabe nohou položenou výše, neboť většina váhy spočívá na druhé noze (Berggren 2006). Na rovném podkladu je používání obou končetin rovnoměrné. Stejně tak krysa nebo vačice zaútočí na cvrčka packou, která je blíže kořisti (Ivanco et al. 1996).

### 6.3.2 Dopad primární optické lateralizace

Veškerý rozdíl ve vnímání optických stimulů pravým a levým okem lze přičíst primární optické lateralizaci, jak je popsána v kapitole 5.2.2.2. Jedno oko potažmo kontralaterální hemisféra je schopná přesnější diskriminace detailů a druhá vyvolá rychlejší odezvu. Na této primární dichotomii je postavena preference oka při zobání zrníček (Valenti et al. 2003), sledování potenciálního nebezpečí (Austin & Rogers 2007) i lateralizovaná emoční odpověď (Vallortigara et al. 2001).

Rovněž specializace pravé hemisféry ke vnímání prostorových vztahů a relativních vzdáleností má pravděpodobně původ v této dichotomii.

Stejně tak i lateralizované vnímání magnetického poleu ptáků, neboť magnetorecepce závisí na vizuálním vnímání (Wiltschko & Wiltschko 2001).

Tato mozková lateralizace vykazuje souhlasnou orientaci na úrovni populace téměř u všech studovaných druhů. Můžeme to přikládat jejímu společnému evolučnímu původu.

#### 6.3.2.1 Synchronizace nohy a oka

U papoušků by zjištěna pozitivní korelace mezi preferovanou dolní končetinou a dominantním okem (Brown & Magat 2011b). Ta byla zdokumentována u patnácti ze šestnácti zkoumaných druhů. Autoři uvádějí hypotézu, podle které je končetinová preference přímo propojena s vizuální lateralizací.

Potrava je obvykle uchopována končetinou ipsilaterální k oku, které je preferováno při zkoumání potravy. Podobný původ končetinové laterality můžeme přepokládat i u ostatních ptačích druhů, u kterých byla zjištěna. Vzhledem k tomu, že ptáci vykazují obvykle výraznou vizuální lateralizaci na populační úrovni (Lesley J Rogers 2008), nepřekvapí nás ani populační končetinová lateralita. Že byla u některých druhů zjištěna pouze individuální preference končetiny, můžeme přikládat tomu, že zvířata nemají v přírodních podmínkách tendenci provádět komplexní pohyby končetinou a vystačí si se zobákem (Izawa et al. 2005). Není u nich následně tak výrazná tendence k přímému propojení oka a nohy. Z výzkumu papoušků vyplývá, že konkrétní končetinu preferují převážně větší druhy, které se krmí většími semeny či plody. Ty vyžadují složitější manipulaci právě pomocí končetiny (Brown & Magat 2011a).

### 6.3.2.2 Preference ploutve při vzájemném drbání

Myslím si, že preference levé ploutve při drbání spřáteleného delfína je rovněž důsledkem primární optické lateralizace. Delfíni pravděpodobně, podobně jako řada dalších živočichů, preferují sledování jiného jedince pravým okem. Levé oko vyhlíží nebezpečí (viz 3.2.1). Nejvýraznější tendence k používání levé ploutve nastává, pokud drbání iniciuje delfín, který chce podrbat (Sakai et al. 2006). Ten s největší pravděpodobností připluje na levobok delfína-drbatele.

### 6.3.2.3 Turning bias jako výsledek emoční lateralizace

Turning bias má u ptáků pravděpodobně na svědomí stejná lateralizace mozku, která může za rozdíl ve vnímání jednotlivých zorných polí (Rogers & Deng 1999). Zvíře si obvykle zvolí cestu, kterou považuje za bezpečnější, tedy levou, neboť tu má „více pod dohledem“ díky nadřazenosti pravé hemisféry při zpozorování predátora.

Když byly u kuřat příslušnou fotostimulací upraveny směr a míra mozkové lateralizace, vykazovala zvířata změnu v preferenci odbočky v souladu s touto teorií (Casey & Karpinski 1999).

	počet zvířat	preferovaná odbočka		
		pravá	levá	bez preference
kontrolní skupina	30	3	27	0
Skupina 1 (obě oči vystaveny světlu)	30	14	13	3
Skupina 2 (světlu vystaveno levé oko)	30	16	14	0
Skupina 3 (světlu vystaveno pravé oko)	30	3	26	1

Rozdíl v prožívání emocí mezi jednotlivými hemisférami má na svědomí i směr, kterým se stáčí sobí stáda (Espmark & Kinderås 2002). Ty tak obvykle činí ve stresu, který evokuje zvýšenou aktivitu pravé hemisféry.

Dobře popsán je efekt rozdílné sekrece dopaminu v jednotlivých hemisférách na turning bias u potkanů a lidí (Zimmerberg et al. 1974).

Podobný důvod může mít i korelace preferované packy a preferovaným směrem zatačení u závodních chrtů. Autoři studie navrhuje, že zmíněná korelace, která se projevuje především u psů, kteří preferují používání levé packy, může být výsledkem lateralizace na stres odpovídajícího systému. Ta způsobuje zvýšení hladiny stresových hormonů v jedné z hemisfér levou packu preferujících jedinců jak během závodu, tak během testů končetinové preference. Další práce, které by konkrétní hladiny hormonů v mozku psů zkoumaly, mohou vnést do věci jasno.

### **6.3.3 Končetinová lateralita jako efektorové lateralizace**

Když stojí zvíře před úkolem, který vyžaduje složitější, koordinovanou činnost, zpravidla vykazuje končetinovou lateralitu. Stačí mu, když si osvojí komplexní pohyb pouze jednou končetinou a odpovídající hemisférou. Populační lateralizace zde pravděpodobně vzniká jen jako důsledek přítomnosti alely, která orientuje směr lateralizace mozku (viz 4.). Není tedy příliš překvapující, že některé druhy savců vykazují na populační úrovni převahu jedinců preferujících pravou a jiné levou. U jiných druhů nacházíme lateralizaci pouze individuální. Jedná se o typický příklad populační lateralizace efektorové.

#### **6.3.3.1 Směr lateralizace výsledkem hormonální regulace**

To, že není otázkou života a smrti, kterou z končetin bude zvíře upřednostňovat, vede i k tomu, že může vznikat jen jako vedlejší produkt hormonální regulace. Rozdíl v mozkové asymetrii samců a samic lze přikládat vlivu testosteronu na směr a míru mozkové lateralizace (Pfannkuche et al. 2009). Hormony mají vliv na míru mozkové asymetrie i u druhů, kde se vyskytuje genetická determinace směru lateralizace (Pfannkuche et al. 2009). Pokud se u druhu nenachází gen, na kterém záleží směr lateralizace, může vše záležet pouze na hormonech, jako je tomu například u psů (Reinholz-Trojan et al. 2012).

#### **6.3.4 Pozice ve vejci původcem lateralizovaného chování i bez fotostimulace**

Pravděpodobným prekurzorem končetinové laterality u pštrosů je pozice pštrosího embrya ve vejci jako taková a ne vizuální lateralizace s ní související. Mládě proráží skořápku právě pravou nohou (Baciadonna et al. 2010). Další práce, která tuto domněnku potvrdí, nebo vyvrátí, by se měla věnovat vlivu světla na vývoj pštrosího embrya.

### **6.3.5 Sociální signály příspěvkem do prostředí**

Lateralizaci produkce sociálních signálů lze bez výčitek označit jako efektorovou (viz 5.2.1) Komunikací s ostatními příslušníku druhu přispívá zvíře do prostředí a podle toho se hemisférická asymetrie zodpovědná za toto dorozumívání také chová. S větším rozvojem těchto signálů přichází vyšší specializace konkrétní hemisféry. U primátů je to zpravidla levá hemisféra, což může naznačovat původ levostranné hemisférické specializace pro dorozumívání již u společného předka. Orientaci této lateralizace zřejmě do jisté míry ovlivňují i geny které primárně zodpovídají za napětí končetinové laterality určitým směrem (Van der Haegen et al. 2012). Není vyloučen ani společný původ obou lateralizací (Meguerditchian & Vauclair 2006).

Zpracování těchto signálů obvykle obstarává rovněž levá hemisféra. Signál od jiného jedince sice může, pravda, přijít zleva i zprava. Vzhledem k tomu, jak výhodné je mít lateralizovanou produkci signálů, která s jejich vnímáním úzce souvisí a díky tomu, že signály mohou být dosti komplexní, prosadí se asymetrie i tady. Ne tak výrazně, jako v případě produkce vokalizací, ale přesto je dobře patrná (Sperry 1982).

#### **6.3.5.1 Zjištěné lateralizace jako artefakty**

Výsledky prací, které se zabývají otáčením hlavy za akustickým signálem u primátů, přinášejí rozporuplné výsledky. Práce, která srovnává reakci na různé typy vnitrodruhových signálů u kočkodanů a lidí je toho zářným příkladem (Basile, Lemasson et al. 2009). Rozdíl ve vnímání nepřátelského hlasu známého jedince můžeme přičíst skutečnosti, že u opic evokoval nejsilnější emoce a u děvčat největší tendenci komunikovat. Spíše se však jedná o chybu v předpokladu, že je otáčení hlavy vhodným způsobem k určování hemisférické dominance u primátů (Teufel et al. 2010). U lidí navíc nebylo nalezeno přímé propojení mezi aktivitou brocova centra a otáčením hlavy (Fischer et al. 2009).

### **6.3.6 Původ lateralizace ptačího zpěvu**

V tabulce uvedené lateralizace centrální hlasové produkce u pěvců ukazují na výraznější roli levé hemisféry, zdá se však, že lateralizace HVC je spíše analogií než homologií Brocova centra lidí (Moorman et al. 2012).

#### **6.3.6.1 lateralizace periferní hlasové produkce**

Lateralizace periferní vokální produkce navíc mohla vzniknout zcela odděleně od lateralizace centrální. Její míra může být navíc předmětem sexuálního výběru (Suthers et al. 2012).

Populační orientace obou mozkových asymetrií zodpovědných za lateralizaci ptačího dorozumívání může být podle pravidel efektorové lateralizace pouze vedlejším důsledkem genů zodpovědných za míru lateralizace.

### 6.3.6 Shrnutí

Výsledky naznačují, že každé na populační úrovni lateralizované chování můžeme vysvětlit jejím původem v primární optické lateralizaci nebo tím, že jakožto efektorová lateralizace mohla vzniknout jako vedlejší produkt genetické determinace míry této lateralizace.

Zdá se, že má primární optická lateralizace u ptáků i savců společný evoluční původ. Populační lateralizace jakožto by-produkt genetické determinace míry lateralizace individuální se však v historii mohla objevit opakovaně. Přesná evoluční schémata vzniku a vývoje těchto lateralizací však získáme až v případě objevu genů u člověka a zvířat, které jsou zodpovědné za orientaci lateralizace mozkových struktur. Právě toto je směr, kterým by se měl v následujících letech výzkum lateralizace ubírat.

### 6.3.7 Skeptický dovětek

Jak je to však s lateralizací mozkových struktur doopravdy? Kdybych se věnoval tomuto tématu před třiceti lety, pravděpodobně by byla většina práce věnována člověku. V diskuzi bych tvrdil, že mozková lateralizace jakožto evoluční novinka umožnila přeměnu zvířete v myslící bytost. Paradigma se však změnilo. Mozková asymetrie je náhle všudypřítomná a nevyhnutelná. Máme však jistotu, že teď máme pravdu?

Téměř všechny teorie, které lidstvo kdy zastávalo, vzaly za své. Jedinou světlou výjimkou jsou teorie, které zastáváme dnes. Co nás vede k myšlence, že současné pravdy nebudou nahrazeny novými?

Podle teorie definitivního multivesmíru jak ji podává například Robert Nozick je každý myslitelný svět stejně reálný jako ten náš (Nozick 2001). Existuje tedy svět, v tomto okamžiku nerozlišitelný od našeho, v němž nedochází k žádné mozkové lateralizaci. Výsledky experimentů, které ukazují, že je přítomna u člověka i zvířat, jsou do jednoho chybné. Že se tak stalo zrovna v našem vesmíru je nepravděpodobné, ale ne nemožné. Máme jistotu, že žijeme ve světě, kde nás nešálí smysly?

Výzkum, který by přinesl odpovědi na výše zmíněné otázky, by byl prospěšný nejen studiu mozkové lateralizace. Takový výzkum však není s největší pravděpodobností možný. Tak alespoň zachraňme jevy.

## 7. Závěr

K lateralizaci mozku dochází s největší pravděpodobností u všech obratlovců. U ptáků a savců se odráží v používání končetin (Ströckens et al. 2012), percepci vnitrodruhových signálů (Ocklenburg et al. 2013), vnímání nebezpečí, prožívání emocí (Larose et al. 2006). Lateralizace mozku zvyšuje jeho efektivitu bez nutnosti zvýšení nákladů na jeho výrobu. Množství mozkových lateralizací je orientováno i na úrovni populace. Může se tak stát na základě genofondu populace, který umožňuje

pouze jednosměrnou výraznější hemisférickou specializaci (Corballis 2009). Pokud se mozková lateralizace nemanifestuje výrazně asymetrickou reakcí zvířete na prostředí, prosadí se sama o sobě (Crow et al. 1998). V opačném případě musí ve prospěch této lateralizace hrát i nutnost koordinace chování jedince se skupinou (Vallortigara & Rogers 2005). Za určitých podmínek může stačit, že nevýhody absence výrazné lateralizace převáží nad nevýhodami předvídatelného chování. Pokud tomu tak není, nebo pokud chybí v populaci geny, které umožňují orientaci lateralizace, a přesto se hemisférická specializace vyplatí, pozorujeme u určitého chování lateralizaci individuální.

## 8. Použitá literatura

- Austin, N.P. & Rogers, L.J. (2007). Asymmetry of flight and escape turning responses in horses. *Laterality*, 12(5), pp.464–474.
- Babcock, L.E. (1993). Trilobite malformations and the fossil record of behavioral asymmetry. *Journal of Paleontology*, 217–229.
- Baciadonna, L., Zucca, P. & Tommasi, L. (2010). Posture in ovo as a precursor of footedness in ostriches (*Struthio camelus*). *Behavioural processes*, 83(1), pp.130–133.
- Basile, M., Boivin, S., et al. (2009). Socially dependent auditory laterality in domestic horses (*Equus caballus*). *Animal cognition*, 12(4), pp.611–619.
- Basile, M., Lemasson, A. & Blois-Heulin, C. (2009). Social and emotional values of sounds influence human (*Homo sapiens*) and non-human primate (*Cercopithecus campbelli*) auditory laterality. *PloS one*, 4(7), p.e6295.
- Berggren, Å., (2006). Topography affects foot trembling side preference in the North Island robin (*Petroica longipes*). *New Zealand Journal of Zoology*, 33(3), pp.197–201.
- Bisazza, A., Cantalupo, C., Capocchiano, M., & Vallortigara, G. (2000). Population lateralisation and social behaviour: a study with 16 species of fish. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 5(3), 269–284.
- Broman, M. (1978). Reaction-time differences between the left and right hemispheres for face and letter discrimination in children and adults. *Cortex; a journal devoted to the study of the nervous system and behavior*, 14(4), pp.578–591.
- Brown, C. & Magat, M. (2011a). Cerebral lateralization determines hand preferences in Australian parrots. *Biology letters*, 7(4), pp.496–498.
- Brown, C. & Magat, M. (2011b). The evolution of lateralized foot use in parrots: a phylogenetic approach. *Behavioral Ecology*, 22(6), pp.1201–1208.
- Bullmore, E. & Sporns, O. (2012). The economy of brain network organization. *Nature reviews. Neuroscience*, 13(5), pp.336–349.
- Burger, J. & Gochfeld, M. (2001). Smooth-billed ani (*Crotophaga ani*) predation on butterflies in Mato Grosso, Brazil: risk decreases with increased group size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(6), pp.482–492.
- Böye, M., Güntürkün, O & Vauclair, J (2005). Right ear advantage for conspecific calls in adults and subadults, but not infants, California sea lions (*Zalophus californianus*): hemispheric specialization for communication? *The European journal of neuroscience*, 21(6), pp.1727–1732.

- Cantalupo, C. & Hopkins, W.D. (2001). Asymmetric Broca's area in great apes. *Nature*, 414(6863), p.505.
- Casey, M.B. & Karpinski, S. (1999). The development of postnatal turning bias is influenced by prenatal visual experience in domestic chicks (*Gallus gallus*). *The Psychological Record*, 49(1), pp.67–74.
- Casperd, J.M. & Dunbar, R.I.M., (1996). Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions by gelada baboons. *Behavioural Processes*, 37(1), pp.57–65.
- Clapham, P. J., Leimkuhler, E., Gray, B. K., & Mattila, D. K. (1995). Do humpback whales exhibit lateralized behaviour?. *Animal Behaviour*, 50(1), 73-82.
- Collins, R.L., (1975). When left-handed mice live in right-handed worlds. *Science*, 187(4172), pp.181–184.
- Collins, R.L. (1968). On the Inheritance of Handedness. *Journal of Heredity*, 59(1), pp.9–12.
- Corballis, M.C. (1989). Laterality and human evolution. *Psychological review*, 96(3), pp.492–505.
- Corballis, M.C. & Beale, I. L. (1970). Bilateral symmetry and behavior. *Psychological review*, 77(5), pp.451–464.
- Corballis, M.C. (2009). The evolution and genetics of cerebral asymmetry. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364(1519), pp.867–879.
- Cowell, P.E., Waters, N.S. & Denenberg, V.H. (1997). The effects of early environment on the development of functional laterality in Morris maze performance. *Laterality*, 2(3-4), pp.221–232.
- Crow, T. J., Crow, L. R., Done, D. J., & Leask, S. (1998). Relative hand skill predicts academic ability: global deficits at the point of hemispheric indecision. *Neuropsychologia*, 36(12), 1275-1282.
- Davidson, R.J. (2004). Well-being and affective style: neural substrates and biobehavioural correlates. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1449), pp.1395–411.
- Deng, C. & Rogers, L.J. (2002). Social recognition and approach in the chick: lateralization and effect of visual experience. *Animal Behaviour*, 63(4), pp.697–706.
- Dharmaretnam, M. & Andrew, R.J. (1994). Age- and stimulus-specific use of right and left eyes by the domestic chick. *Animal Behaviour*, 48(6), pp.1395–1406.
- Diogo, R., Richmond, B.G. & Wood, B. (2012). Evolution and homologies of primate and modern human hand and forearm muscles, with notes on thumb movements and tool use. *Journal of human evolution*, 63(1), pp.64–78.
- Espmark, Y. & Kinderås, K. (2002). Behavioural lateralisation in reindeer. *Rangifer*, 22(1), pp 51-59.
- Evans, C.S., Evans, L. & Marler, P. (1993). On the meaning of alarm calls: functional reference in an avian vocal system. *Animal Behaviour*, 46(1), pp.23–38.
- Fadiga, L., Craighero, L. & Roy, A., (2006). Broca's region: a speech area, *Brocas region* pp. 137-152.
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1991). Manual laterality in nonhuman primates: A distinction between handedness and manual specialization. *Psychological Bulletin*, 109(1), pp. 76-89.
- Fischer, J. et al., (2009). Orienting asymmetries and lateralized processing of sounds in humans. *BMC neuroscience*, 10, p.14.



- Flegr, J. (2009). *Evoluční biologie*, Academia, Praha
- Folta, K., Diekamp, B. & Güntürkün, O. (2004). Asymmetrical modes of visual bottom-up and top-down integration in the thalamic nucleus rotundus of pigeons. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, 24(43), pp.9475–9485.
- Foundas, A. L., Corey, D. M., Angeles, V., Bollich, A. M., Crabtree–Hartman, E., & Heilman, K. M. (2003). Atypical cerebral laterality in adults with persistent developmental stuttering. *Neurology*, 61(10), 1378-1385.
- Frasnelli, E., Vallortigara, G. & Rogers, L.J. (2012). Left-right asymmetries of behaviour and nervous system in invertebrates. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 36(4), pp.1273–1291.
- Freeman, H.D., Cantalupo, Claudio & Hopkins, William D, (2004). Asymmetries in the hippocampus and amygdala of chimpanzees (Pan troglodytes). *Behavioral neuroscience*, 118(6), pp.1460–1465.
- Gehring, D., Wiltschko, W., Güntürkün, O., Denzau, S., & Wiltschko, R. (2012). Development of lateralization of the magnetic compass in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1745), pp.4230-4235.
- George, I., Cousillas, H., Richard, J. P., & Hausberger, M. (2002). Song perception in the European starling: hemispheric specialisation and individual variations. *Comptes rendus biologiques*, 325(3), 197-204.
- Ghirlanda, S., Frasnelli, E. & Vallortigara, G. (2009). Intraspecific competition and coordination in the evolution of lateralization. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364(1519), pp.861–866.
- Ghirlanda, S. & Vallortigara, G. (2004). The evolution of brain lateralization: a game-theoretical analysis of population structure. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 271(1541), pp.853–857.
- Giljov, A., Karenina, K. & Malashichev, Y. (2012). Limb preferences in a marsupial, *Macropus rufogriseus*: evidence for postural effect. *Animal Behaviour*, 83(2), pp.525–534.
- Gorrie, C.A., Waite, P.M.E. & Rogers, L.J. (2008). Correlations between hand preference and cortical thickness in the secondary somatosensory (SII) cortex of the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Behavioral neuroscience*, 122(6), pp.1343–1351.
- Güntürkün, O & Kesch, S. (1987). Visual lateralization during feeding in pigeons. *Behavioral neuroscience*, 101(3), pp.433–435.
- Güntürkün, O., Kesch, S. & Delius, J.D. (1988). Absence of footedness in domestic pigeons. *Animal Behaviour*, 36(2), pp.602–604.
- Güven, M. Elalmis, D.D., Binokay, S., Tan, Ü. (2003). Population-level right-paw preference in rats assessed by a new computerized food-reaching test. *The International journal of neuroscience*, 113(12), pp.1675–1689.
- Van der Haegen, L., Cai, Q. & Brysbaert, M. (2012). Colateralization of Broca’s area and the visual word form area in left-handers: fMRI evidence. *Brain and language*, 122(3), pp.171–178.
- Halle, F., Gahr, M. & Kreuzer, M. (2003). Effects of unilateral lesions of HVC on song patterns of male domesticated canaries. *Journal of neurobiology*, 56(4), pp.303–314.
- Hansen, L.T.T., Amundsen, T. & Forsgren, E. (1999). Symmetry: attractive not only to females. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1425), pp.1235–1240.
- Harpaz, Y., Levkovitz, Y. & Lavidor, M. (2009). Lexical ambiguity resolution in Wernicke’s area and its right homologue. *Cortex; a journal devoted to the study of the nervous system and behavior*, 45(9), pp.1097–103.

- Harris, L.J. (1989). Footedness in parrots: three centuries of research, theory, and mere surmise. *Canadian journal of psychology*, 43(3), pp.369–396.
- Harris, L.J. & Gitterman, S.R. (1978). University professors' self-descriptions of left-right confusability: sex and handedness differences. *Perceptual and Motor Skills*, 47(3), pp.819–823.
- Hook, M.A. & Rogers, L.J. (2000). Development of hand preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*) and effects of aging. *Journal of Comparative Psychology*, 114(3), pp.263–271.
- Hook-Costigan, M. & Rogers, L.J. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36(12), pp.1265–1273.
- Hopkins, W.D. (2006). Comparative and familial analysis of handedness in great apes. *Psychological bulletin*, 132(4), pp.538–559.
- Hopkins, W.D. & Cantalupo, C. (2005). Individual and setting differences in the hand preferences of chimpanzees (*Pan troglodytes*): a critical analysis and some alternative explanations. *Laterality*, 10(1), pp.65–80.
- Hopkins, W.D. & Cantalupo, C. (2010). Left-right spatial discrimination and the evolution of hemispheric specialization: some new thoughts and some new ideas. In F. L. Dolins & R. W. Mitchell, eds. *Spatial Cognition, Spatial Perception*. pp. 456–473.
- Hopkins, W.D., Cantalupo, C. & Tagliabue, J. (2007). Handedness is associated with asymmetries in gyrfication of the cerebral cortex of chimpanzees. *Cerebral cortex (New York, N.Y. : 1991)*, 17(8), pp.1750–1756.
- Ivanco, T.L., Pellis, S.M. & Whishaw, I.Q. (1996). Skilled forelimb movements in prey catching and in reaching by rats (*Rattus norvegicus*) and opossums (*Monodelphis domestica*): relations to anatomical differences in motor systems. *Behavioural Brain Research*, 79(1-2), pp.163–181.
- Izawa, E.I., Kusayama, T. & Watanabe, S. (2005). Foot-use laterality in the Japanese jungle crow (*Corvus macrorhynchos*). *Behavioural processes*, 69(3), pp.357–62.
- Joly, O., Ramus, F., Pressnitzer, D., Vanduffel, W. & Orban, G.A. (2012). Interhemispheric differences in auditory processing revealed by fMRI in awake rhesus monkeys. *Cerebral Cortex*, 22(4), 838-853.
- Joly, O., Pallier, C., Ramus, F., Pressnitzer, D., Wanduffel W & Orban, G.A. (2012). Processing of vocalizations in humans and monkeys: a comparative fMRI study. *NeuroImage*, 62(3), pp.1376–1389.
- Larose, C. et al. (2006). Laterality of horses associated with emotionality in novel situations. *Laterality*, 11(4), pp.355–367.
- Levermann, N. et al. (2003). Feeding behaviour of free-ranging walrus with notes on apparent dextrality of flipper use. *BMC ecology*, 3, p.9.
- Levin, M. et al. (1995). A molecular pathway determining left-right asymmetry in chick embryogenesis. *Cell*, 82(5), pp.803–814.
- Levy, J. (1977). The mammalian brain and the adaptive advantage of cerebral asymmetry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 299, pp.264–72.
- Lippolis, G. et al. (2005). Lateralisation of escape responses in the stripe-faced dunnart, *Sminthopsis macroura* (Dasyuridae: Marsupialia). *Laterality*, 10(5), pp.457–470.
- Lippolis, G. et al. (2002). Lateralisation of predator avoidance responses in three species of toads. *Laterality*, 7(2), pp.163–183.

- MacNeilage, P.F., Rogers, L.J. & Vallortigara, G. (2009). Origins of the Left & Right Brain. *Scientific American*, 301(July), pp.60–67.
- Magat, M. & Brown, C. (2009). Laterality enhances cognition in Australian parrots. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276(1676), pp.4155–4162.
- Malashichev, Y.B. & Wassersug, R.J. (2004). Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn? *BioEssays : news and reviews in molecular, cellular and developmental biology*, 26(5), pp.512–522.
- McGreevy, P.D. & Rogers, L.J. (2005). Motor and sensory laterality in thoroughbred horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 92(4), pp.337–352.
- McGrew, W.C. & Marchant, L.F. (1999). Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees. *Primates*, 40(3), pp.509–513.
- McGrew, W.C. & Marchant, L. F. (1997). On the other hand: Current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 104(S25), pp.201–232.
- Mead, L.A. & Hampson, E. (1996). Sex difference in turning bias in humans. *Behavioural brain research*, 78, pp.73–79.
- Megirian, D. et al., 1977. Aspects of laterality in the marsupial *Trichosurus vulpecula* (brush-tailed possum). *Annals of the New York Academy of Sciences*, 299(1 Evolution and), pp.197–212.
- Meguerditchian, A. & Vauclair, J. (2006). Baboons communicate with their right hand. *Behavioural brain research*, 171(1), pp.170–4.
- Moorman, S. et al. (2012). Human-like brain hemispheric dominance in birdsong learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(31), pp.12782–12787.
- Nielsen, D.M. et al. (1997). Paw preference, rotation, and dopamine function in Collins HI and LO mouse strains. *Physiology & behavior*, 61(4), pp.525–535.
- Nozick, R. (2001). *Invariances: The structure of the objective world*. Belknap Press.
- Ocklenburg, S., Ströckens, F. & Güntürkün, O. (2013). Lateralisation of conspecific vocalisation in non-human vertebrates. *Laterality*, 18(1), pp.1–31.
- Ohuchi, H. et al. (2000). Involvement of fibroblast growth factor (FGF)18-FGF8 signaling in specification of left-right asymmetry and brain and limb development of the chick embryo. *Mechanisms of Development*, 95(1-2), pp.55–66.
- Oleksiak, A. et al. (2011). A review of lateralization of spatial functioning in nonhuman primates. *Brain research reviews*, 67(1-2), pp.56–72.
- Palleroni, A. & Hauser, M. (2003). Experience-dependent plasticity for auditory processing in a raptor. *Science (New York, N.Y.)*, 299(5610), p.1195.
- Palmer, A.R. (2004). Symmetry breaking and the evolution of development. *Science (New York, N.Y.)*, 306(5697), pp.828–833.
- Pascual, A. et al. (2004). Neuroanatomy: brain asymmetry and long-term memory. *Nature*, 427(6975), pp.605–606.

- Peirce, J.W., Leigh, A.E. & Kendrick, K.M. (2000). Configurational coding, familiarity and the right hemisphere advantage for face recognition in sheep. *Neuropsychologia*, 38(4), pp.475–483.
- Pfannkuche, K. a, Bouma, A. & Groothuis, T.G.G. (2009). Does testosterone affect lateralization of brain and behaviour? A meta-analysis in humans and other animal species. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364(1519), pp.929–942.
- Phan, M.L. & Vicario, D.S. (2010). Hemispheric differences in processing of vocalizations depend on early experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(5), pp.2301–2306.
- Poremba, A., Malloy, M., Saunders, R. C., Carson, R. E., Herscovitch, P., & Mishkin, M. (2004). Species-specific calls evoke asymmetric activity in the monkey's temporal poles. *Nature*, 427(6973), 448-451.
- Quaranta, A. et al. (2004). Paw preference in dogs: relations between lateralised behaviour and immunity. *Behavioural brain research*, 153(2), pp.521–525.
- Quaranta, A., Siniscalchi, M. & Vallortigara, G. (2007). Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli. *Current biology : CB*, 17(6), pp.R199–201.
- Raymond, M. et al. (1996). Frequency-dependent maintenance of left handedness in humans. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 263(1377), pp.1627–1633.
- Reinholz-Trojan, A. et al. (2012). Hemispheric specialization in domestic dogs (*Canis familiaris*) for processing different types of acoustic stimuli. *Behavioural processes*, 91(2), pp.202–205.
- Robins, A. & Phillips, C. (2010). Lateralised visual processing in domestic cattle herds responding to novel and familiar stimuli. *Laterality*, 15(5), pp.514–534.
- Rogers, L.J. (1997). Early experiential effects on laterality: research on chicks has relevance to other species. *Laterality*, 2(3-4), pp.199–219.
- Rogers, L.J. (2000). Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages. *Brain and language*, 73(2), pp.236–253.
- Rogers, L.J. & Deng, C. (1999). Light experience and lateralization of the two visual pathways in the chick. *Behavioural brain research*, 98(2), pp.277–287.
- Rogers, L.J., Ward, J.P. & Stanford, D. (1994). Eye dominance in the small-eared bushbaby, *Otolemur garnettii*. *Neuropsychologia*, 32(2), pp.257–264.
- Rogers, L.J. & Workman, L. (1993). Footedness in birds. *Animal Behaviour*, 45(2), pp.409–411.
- Rogers, L.J. (2008). Development and function of lateralization in the avian brain. *Brain research bulletin*, 76(3), pp.235–244.
- Rogers, L.J., Zucca, P. & Vallortigara, G. (2004). Advantages of having a lateralized brain. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 271 Suppl , pp.S420–2.
- Sakai, M. et al. (2006). Laterality of flipper rubbing behaviour in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*): caused by asymmetry of eye use? *Behavioural brain research*, 170(2), pp.204–210.
- Schenker, N.M. et al. (2010). Broca's area homologue in chimpanzees (*Pan troglodytes*): probabilistic mapping, asymmetry, and comparison to humans. *Cerebral cortex (New York, N.Y. : 1991)*, 20(3), pp.730–742.

- Scheumann, M. et al. (2011). Does body posture influence hand preference in an ancestral primate model? *BMC evolutionary biology*, 11(1), p.52.
- Schneider, L. a., Delfabbro, P.H. & Burns, N.R. (2012). The influence of cerebral lateralisation on the behaviour of the racing greyhound. *Applied Animal Behaviour Science*, 141(1-2), pp.57–64.
- Sherwood, C.C., Raghanti, M.A. & Wenstrup, J.J. (2005). Is humanlike cytoarchitectural asymmetry present in another species with complex social vocalization? A stereologic analysis of mustached bat auditory cortex. *Brain research*, 1045(1-2), pp.164–174
- Shkuro, Y. & Reggia, J.A. (2003). Cost minimization during simulated evolution of paired neural networks leads to asymmetries and specialization. *Cognitive Systems Research*, 4(4), pp.365–383.
- Siniscalchi, M., Quaranta, A. & Rogers, L.J. (2008). Hemispheric specialization in dogs for processing different acoustic stimuli. *PloS one*, 3(10), p.e3349.
- Smith, J.M. (1976). Evolution and the theory of games. *American scientist*, 64(1), pp.41–45.
- Sperry, R. (1982). Some effects of disconnecting the cerebral hemispheres. *Science (New York, N.Y.)*, 217(4566), pp.1223–1226.
- Spocter, M.A. et al. (2010). Wernicke’s area homologue in chimpanzees (Pan troglodytes) and its relation to the appearance of modern human language. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 277(1691), pp.2165–2174.
- Ströckens, F., Güntürkün, O. & Ocklenburg, S. (2012). Limb preferences in non-human vertebrates. *Laterality*, (November 2012), pp.37–41.
- Suthers, R.A. et al. (2004). Bilateral song production in domestic canaries. *Journal of neurobiology*, 60(3), pp.381–393.
- Suthers, R.A., Vallet, E. & Kreutzer, M. (2012). Bilateral coordination and the motor basis of female preference for sexual signals in canary song. *The Journal of experimental biology*, 215(Pt 17), pp.2950–2959.
- Tagliabata, J.P. et al. (2008). Communicative signaling activates “Broca”’s homolog in chimpanzees. *Current biology : CB*, 18(5), pp.343–348.
- Teufel, C., Ghazanfar, A. a & Fischer, J. (2010). On the relationship between lateralized brain function and orienting asymmetries. *Behavioral neuroscience*, 124(4), pp.437–445.
- Tommasi, L. & Vallortigara, G. (1999). Footedness in binocular and monocular chicks. *Laterality*, 4(1), pp.89-95.
- Tommasi, L., Vallortigara, G. & Zanforlin, M. (1997). Young chickens learn to localize the centre of a spatial environment. *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology*, 180(5), pp.567–72.
- Tommasi, L. et al. (2003). Separate processing mechanisms for encoding of geometric and landmark information in the avian hippocampus. *European Journal of Neuroscience*, 17(8), pp.1695–1702.
- Tommasi, L. & Vallortigara, G. (2001). Encoding of geometric and landmark information in the left and right hemispheres of the avian brain. *Behavioral Neuroscience*, 115(3), pp.602–613.
- Valenti, A., Anna Sovrano, V., Zucca, P., & Vallortigara, G. (2003). Visual lateralisation in quails (Coturnix coturnix). *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 8(1), 67-78.

- Vallortigara, G. (2000). Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals' left and right perceptual worlds. *Brain and language*, 73(2), pp.189–219.
- Vallortigara, G., Regolin, L. & Pagni, P. (1999). Detour behaviour, imprinting and visual lateralization in the domestic chick. *Brain research. Cognitive brain research*, 7(3), pp.307–320.
- Vallortigara, G. et al. (2001). How birds use their eyes. *Current Biology*, 11(1), pp.29–33.
- Vallortigara, G., Chiandetti, C. & Sovrano, V.A. (2011). Brain asymmetry (animal). *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 2(2), pp.146–157.
- Vallortigara, G., Pagni, P. & Sovrano, V.A. (2004). Separate geometric and non-geometric modules for spatial reorientation: evidence from a lopsided animal brain. *Journal of cognitive neuroscience*, 16(3), pp.390–400.
- Vallortigara, G. & Rogers, L.J. (2005). Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(04), pp.575–589.
- Ventolini, N. et al. (2005). Laterality in the wild: preferential hemifield use during predatory and sexual behaviour in the black-winged stilt. *Animal Behaviour*, 69(5), pp.1077–1084.
- Vogel, J.J., Bowers, C.A. & Vogel, D.S. (2003). Cerebral lateralization of spatial abilities: A meta-analysis. *Brain and Cognition*, 52(2), pp.197–204.
- Watson, N.V. & Kimura, D. (1989). Right-hand superiority for throwing but not for intercepting. *Neuropsychologia*, 27(11-12), pp.1399–1414.
- webofknowledge.com (2013). Accessed 23.4.2013
- Wells, D.L. & Millsopp, S. (2009). Lateralized behaviour in the domestic cat, *Felis silvestris catus*. *Animal Behaviour*, 78(2), pp.537–541.
- Wild, J.M., Williams, M.N. & Suthers, R.A. (2000). Neural Pathways for Bilateral Vocal Control in Songbirds. *Journal of Comparative Neurology*, 426(March), pp.413–426.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (2001). Light-dependent magnetoreception in birds: the behaviour of European robins, *Erithacus rubecula*, under monochromatic light of various wavelengths and intensities. *The Journal of experimental biology*, 204(Pt 19), pp.3295–3302.
- Wiltschko, W., Traudt, J., Güntürkün, O., Prior, H., & Wiltschko, R. (2002). Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 419(6906), 467–470.
- Wilzeck, C. et al. (2010). Lateralization of magnetic compass orientation in pigeons. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, 7 Suppl 2(January), pp.S235–420.
- Yamazaki, Y. et al. (2007). Lateralized cognition: asymmetrical and complementary strategies of pigeons during discrimination of the “human concept”. *Cognition*, 104(2), pp.315–344.
- Zimmerberg, B., Glick, S. D., & Jerussi, T. P. (1974). Neurochemical correlate of a spatial preference in rats. *Science*, 185(4151), pp.623–625.
- Zollinger, S.A. & Suthers, R.A. (2004). Motor mechanisms of a vocal mimic: implications for birdsong production. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 271(1538), pp.483–491.
- Zucca, P. et al. (2010). Handedness in the echolocating Schreiber's Long-Fingered Bat (*Miniopterus schreibersii*). *Behavioural processes*, 84(3), pp.693–695.