

Die sensorische Lateralität als Indikator für emotionale und kognitive Reaktionen auf Umweltreize beim Tier

The use of sensory laterality for indicating emotional and cognitive reactions on environmental stimuli in animals

Konstanze Krüger*, Kate Farmer▲, Richard Byrne▲

*Universität Regensburg, Biologie 1, Universitätsstraße 31, D-93053 Regensburg, Tel: 09401 943 3293

▲Centre for Social Learning & Cognitive Evolution, School of Psychology, University of St Andrews, St Andrews, Scotland KY16 9JP

corresponding author: Konstanze Krueger: konstanze-krueger@equine-science.de

Original publication:

Book Chapter: in Current research in applied ethology [Aktuelle Arbeiten zur artgemäßen Tierhaltung]

Editors: Erhard, M.; Pollmann, U.; Puppe, B.; Reiter, K.; Waiblinger, S

ISBN: 978-3-941583-58-0

Zusammenfassung

Viele Tiere zeigen eine eindeutige sensorische Lateralität, sprich sie benutzen bevorzugt ein Auge, ein Ohr, oder eine Nüster zur Aufnahme von Sinneseindrücken. Dies korreliert in den meisten Fällen nicht mit der motorischen Lateralität, sondern wird viel mehr durch die einseitige Verarbeitung von Informationen in den jeweiligen Gehirnhemisphären bedingt. So werden emotionale Reaktionen von der rechten, reaktiven Gehirnhemisphäre und rationale Reaktionen von der linken, kognitiven Gehirnhemisphäre gesteuert. Da die Gehirnhälften zum Großen Teil mit den kontrolateralen Sinnesorganen verbunden sind lässt die Seite mit welcher Sinneseindrücke aufgenommen werden Schlüsse auf deren Informationsgehalt zu. So zeigen Tiere bei linksseitiger Aufnahme von Sinneseindrücken vermehrt reaktive, emotionalen Reaktionen, wie etwa bei Angst oder freudige Erregung, und bei rechtsseitig aufgenommene Sinneseindrücke eher rationales, gesteuertes Verhalten. Zudem verstärkt sich die sensorische Lateralität wenn Tiere Stress erfahren, sprich wenn sie wiederholt mit Situationen anthropogenen oder natürlichen Ursprungs konfrontiert werden denen sie nicht gewachsen sind, wie etwa bei unpassenden Haltungs- und Trainingsbedingungen, oder bei unausweichlichem Raubtierdruck und sozia-

ler Konkurrenz. Eine stark ausgeprägte, zunehmende sensorische Lateralität kann daher auf ein beeinträchtigtes Wohlergehen der Tiere hinweisen.

Summary

Many animals are lateralized when using sensory organs such as the eyes, ears or nostrils. Sensory laterality is not, as previously believed, caused by adjustment to motor laterality, but rather by one sided information processing in the particular brain hemispheres. While the right hemisphere predominantly analyses emotional information, the left hemisphere governs controlled rational, cognitive decisions. Since the brain hemispheres are largely connected with contralateral sensory organs, it is possible to infer how the information may be being interpreted by the side of preferred eye, ear or nostril used. The left eye usually dominates in emotional situations, i.e. fear or positive excitement, and the right eye in rational situations. Moreover, laterality increases when animals are stressed, e.g. when animals are confronted with anthropogenic or natural factors they can not handle, such as unsuitable housing or training conditions or unavoidable predation pressure and social competition. A strong or increasing laterality could therefore potentially indicate welfare issues.

Einleitung

Einseitigkeit wurde lange Zeit als eine typisch menschliche Eigenheit angesehen, Diese beruhe auf einem grundsätzlich unterschiedlichen Gehirnaufbau von Mensch und Tier, so glaubte man. Doch in den letzten Jahrzehnten kristallisiert sich heraus es handele sich bei der Lateralität eher um einen graduellen Unterschied zwischen Mensch und Tier (Rogers and Andrews 2002, Vallortigara and Rogers 2005, Tommasi 2009).

So fiel zum Beispiel bei Pferden schon lange auf, dass sich die meisten auf der linken Seite besonders gerne vom Menschen handhaben lassen, sich Objekten (Austin and Rogers 2007, Larose et al. 2006, De Boyer Des Roches et al. 2008) oder Menschen (Farmer et al. 2010) annähern, oder sich longieren lassen (Podhalski 1967). Ein gebräuchlicher Erklärungsansatz schreibt diesen Seitenvorzug der motorischen Einseitigkeit und ein weiterer, traditioneller Ansatz einem geschichtlichen, rein praktischen Hintergrund zu. In der Armee mussten alle Pferde von links gehandhabt werden, da der Degen des Soldaten an der linken Seite hing um mit der rechten Hand gezogen werden zu können und der Soldat somit am leichtesten mit dem linken Bein im Steigbügel von links auf sein Pferd aufsteigen konnte. Die moderne Reiterei habe diese Tradition einfach übernommen und das Pferd habe sich daran gewöhnt von links gehandhabt zu werden (Steinbrecht 1886, Podhajsky 1967).

Scheinbar jedoch beruht der Seitenvorzug der Pferde primär weder auf der motorischen Einseitigkeit noch auf konventioneller Habituation. Denn sowohl beidseitig als auch von links trainierte Pferde nähern sich selbständig am liebsten mit dem linken Auge an Menschen und Objekte an (Farmer et al. 2010) und manche aus der Wildnis frisch eingefangene Mustangs gestatten es dem Menschen zunächst nicht sich von einer bestimmten Seite zu nähern, oder ihn gar zu berühren (Barlow-Irick, persönliche Kommunikation). Zudem steigert sich die Präferenz für das linke Auge bei der Annäherung an unbekannte Mensch (Farmer et al. 2010) und, ähnlich wie bei Meerkatzen (de Latude et al. 2009) und Hunden (Siniscalchi et al. 2010), mit zunehmender Emotionalität der Situation, zum Beispiel wenn die Tiere sich fürchten (Larose et al. 2006). Motorische Einseitigkeit und Einseitigkeit durch Gewöhnung hingegen sollten relativ unveränderlich sein.

Lateralität des Gehirns

Es drängt sich viel mehr der Verdacht auf, dass die Einseitigkeit der Tiere in vielen Fällen mit der sensorischen Lateralität und der Lateralität der Großhirnhem-

isphären zu tun hat. So bevorzugen Menschen und viele Tiere ein bestimmtes Ohr, Auge oder Nase für die Aufnahme von Sinneseindrücken und verarbeiten diese in einer bestimmten Gehirnhälfte (Rogers and Andrews 2002, Vallortigara and Rogers 2005, Tommasi 2009).

Aufgaben der linken Gehirnhälfte

Grob vereinfacht wird die linke Gehirnhälfte als die rationale, kontrollierte Hemisphäre bezeichnet. Sie ist für die Steuerung von Verhaltensweisen in Routinesituationen zuständig. In ihr werden die menschliche Sprache, und tierische Lautäußerungen zum großen Teil gesteuert und verarbeitet. Hier werden rationale Entscheidungen getroffen und kontrolliertes Lernverhalten gesteuert. In der Fachsprache findet in der linken Gehirnhälfte „top-down processing“ statt, sprich die Steuerung von Verhalten welches an Instruktionen gebunden ist.

Aufgaben der rechten Gehirnhälfte

Die rechte Gehirnhälfte hingegen ist die emotionale, reaktive Seite des Gehirns. Sie reagiert auf unvorhersehbare Veränderungen, erkennt Details und reagiert auf neue Objekte und Situationen. Hier findet „bottom up processing“ statt, sprich die Steuerung von spontanen Reaktionen, ausgelöst von externen Stimuli. Dies ist besonders notwendig für Reaktionen in Notfall Situationen. In der linken Hemisphäre werden starke Emotionen wie Angst, Aggression und Zuneigung kontrolliert, aber auch endokriner Funktionen, Hormon Produktionen und die Herzfrequenz reguliert. Interessanter Weise bevorzugen Menschen (Guo et al. 2009) und viele Säugetiere die rechte Gehirnhälfte zur Erkennung von Artgenossen (Schafe: Peirce et al. 2000; Affen: Hamilton und Vermeire 1988, Guo et al. 2009; Hunde: Guo et al. 2009), sowie für die Betrachtung von Sozialpartnern (Beluga Wale: Karenina et al. 2010) und Muttertieren (Beluga Wale: Karenina et al. 2010; Delphine: Sakai et al. 2006). Generell werden Interaktion zwischen verschiedenen Spezies, innerhalb der Spezies und innerhalb sozialer Gruppen, sowie aggressive Auseinandersetzungen bevorzugt in der rechten Hemisphäre gesteuert (Vallortigara und Rogers 2005).

Nervenbahnen und Informationsverarbeitung

In den Hemisphären verarbeitete Informationen werden meist mit den gegenseitigen sensorischen Sinnesorganen aufgenommen. Zum Beispiel überkreuzen sich beim Pferd ca. 80% der Sehnerven im Chiasma optikum und laufen direkt zur kontralateralen Gehirnhälfte und ca. 20% der Sehnerven zur

gleichseitigen Hemisphäre. Deshalb werden links gesehene oder gehörte Sinneseindrücke hauptsächlich in der rechten Gehirnhälfte und rechts gesehene und gehörte Sinneseindrücke hauptsächlich in der linken Gehirnhälfte verarbeitet.

Je nach Wertigkeit können bei vielen Säugetieren Informationen zwischen den Hemisphären verschoben werden (Rogers 2010). So bevorzugen Hunde und Pferde in der Regel für die Analyse von Lauten ihrer Artgenossen das rechte Ohr bzw. die linke Gehirnhälfte. Sind die Bell-Laute jedoch emotional gefärbt, z. B. aggressiv (Siniscalchi et al. 2008), oder ist ein Pferd selbst emotional erregt (Basile et al. 2009), so werden die Informationen vermehrt in der rechten Gehirnhälfte verarbeitet. Die Verschiebung der Informationen zwischen den Großhirnhemisphären ist an die Anwesenheit eines Gehirnbalkens, des Corpus callosums, und den dort verlaufenden, verknüpfenden Nervenbahnen gebunden. Vielen Vögeln fehlt ein Corpus callosum. Dies äußert sich bei Hühnern darin, dass nach dem Verdecken eines Auges beim Lernen einer Futterdiskriminierung (Robins and Rogers 2004) oder des Erkennens von Objekten (Kilian et al.

2005) die Lerninhalte nur unter Sichtkontrolle des unverdeckten aber nicht des zuvor verdeckten Auges ausgeführt werden können. Lange Zeit ging man auch im Training von Pferden davon aus ihre linksseitige Schreckhaftigkeit (Austin and Rogers 2007) rühre von einem fehlenden Corpus callosum und der Unfähigkeit Informationen zwischen den Gehirnhälften zu übertragen. Heute weiß man dass diese Annahme falsch ist. Pferde haben ein gut ausgeprägtes Corpus callosum, und erlernen Pferde, zum Beispiel, mit einem verdeckten Auge Dreiecke unter anderen Symbolen auszuwählen, so sind sie hervorragend dazu in der Lage Dreiecke auch mit dem zuvor verdeckten Auge zu wählen (Hanggi 1999).

Der Nutzen der Aufgabenteilung im Gehirn

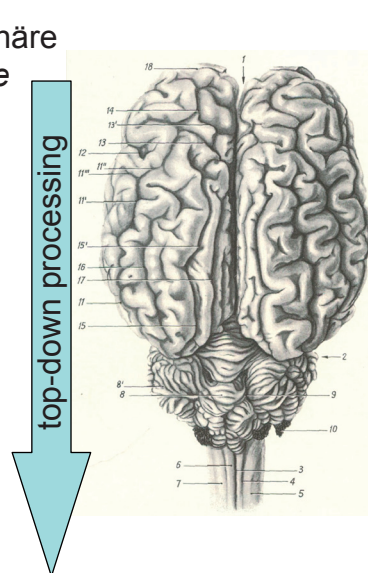
Mensch und Tier profitieren von der Aufgabenteilung der Gehirnhälften bei der Verarbeitung emotionaler und rationaler Informationen indem es ihnen gestattet verschiedene, überlebenswichtige Aufgaben gleichzeitig zu bewältigen und Entscheidungen schneller zu treffen. So könnte die Fähigkeit entstanden sein gleichzeitig Flucht und Kampf Reaktionen, sowie die Gewichtung verschiedener emotionaler

Lateralität der Gehirnhemisphären *Laterality of brain hemispheres*

Linke, proaktive Hemisphäre
left proactive hemisphere

kontrolliert:
rationale Entscheidungen
Lernverhalten
Routinesituationen
Sprache, Lautäußerungen

controls:
rational decisions
learning behaviour
routine situations
language, vocalization



Rechte, reaktive Hemisphäre
right reactive hemisphere:

kontrolliert:
unvorhersehbaren Situationen /
Notfälle
starke Emotionen
endokrine Funktionen
Herz Frequenz
soziale Informationen

controls:
unpredictable situations /
emergencies
strong emotions
endocrine functions
heart rate
social information

Informationsübertragung zwischen den Hemisphären

abhängig von Informationsqualität
Interhemispheric information transfer
depending on information quality

Abb. 1: Informationsverarbeitung in den Gehirnhälften (nach Nickel et al. 1997)

Information processing in brain hemispheres (picture brain after Nickel et al. 1997)

Sehbahnen beim Pferd

The horse's visual nerve tracts

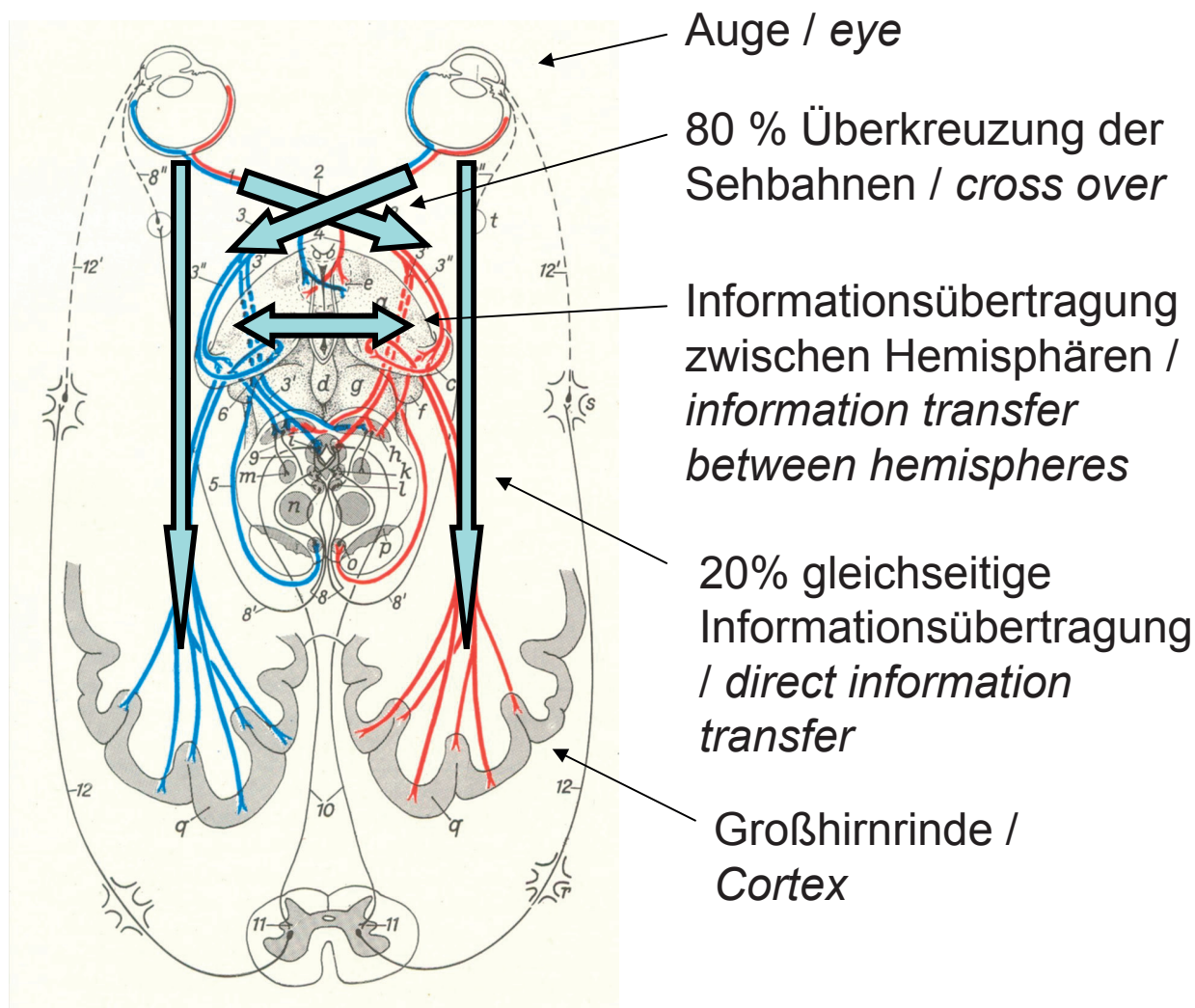


Abb. 2: Visuelle Informationsübertragung, Pferd (verändert nach Nickel et al. 1997)
 Visual information transfer in the horse (after Nickel et al. 1997)

Stimuli gegeneinander abzuwägen (Rogers 2000, Rogers 2010). Tiere mit ausgeprägter Lateralität sind offensichtlich schneller und effizienter bei der Erfüllung kognitiver Aufgabenstellungen, zum Beispiel sind Papageien mit stark ausgeprägter visueller Lateralität erfolgreicher bei Lerntests als solche mit weniger stark ausgeprägter Lateralität (Magat und Brown 2009).

Evolution der Lateralität

Individuelle Lateralität und Lateralität auf Populationsebene

In der Evolution hat sich, so meint man, zunächst die Spezialisierung der Gehirnhälften auf individueller Ebene ausgebildet. Dies erklärt, warum bei manchen Spezies etwa gleich viel Tiere eine ausgeprägte links und andere eine rechts Spezialisierungen der Gehirnhälften zeigen (Rogers 2000, Rogers 2002). Erst im nächsten Schritt der Evolution hätte sich bei besonders sozial lebenden Tieren, wie etwa den Pferden (Farmer et al. 2010, Austin and Rogers 2007, La-

rose et al. 2006, Basile et al. 2009, McGreevy and Rogers 2005, De Boyer Des Roches et al. 2008), eine Lateralität auf Populationsebene ausgebildet (Tommasi 2009). Soziale Tiere die gemeinsam fressen, vor Raubfeinden flüchten, oder diese angreifen sind einfach viel schneller und effizienter, wenn alle Gruppenmitglieder die Informationen mit der gleichen Seite aufnehmen, sich zueinander synchronisieren und in die gleiche Richtung flüchten (Tommasi 2009). Passend zu dieser Annahme hat man in theoretischen Modellen errechnet, dass sich Vorlieben für die gleiche Seite bei sozialen, in Gruppen lebenden Tieren im Laufe der Evolution durchsetzen werden, sprich so genannte evolutionär, stabile Strategien sind (Ghirlanda und Vallortigara 2004, Vallortigara und Rogers 2005).

Gegenläufige Lateralität und Persönlichkeit?

Hier sei noch angemerkt, dass einige wenige Individuen sozialer Spezies, wie etwa dem Pferd, eine starke umgekehrte Präferenz zur Populationslateralität für die Betrachtung von Objekten und Menschen zeigen (Farmer et al. 2010). Solche Pferde gelten häufig als besonders schwierig zu handhaben. Ob dies mit einer prinzipiell veränderten Gehirnstruktur und Verarbeitung von emotionalen Informationen, oder eher mit der Erfahrung, dass für solche Pferde der sich klassisch von links annähernde Mensch immer von der „falschen Seite“ kommt zusammenhängt ist bis dato ungeklärt. Es wird spekuliert die Ausprägung der Lateralität könnte auch etwas mit der Persönlichkeitsstruktur der Tiere zu tun haben. Bis dato zeigen Studien Korrelationen mit dem Grad der Persönlichkeitsausprägung für die visuellen Lateralität beim Fisch (Andrew et al. 2009, Reddon and Hurd 2009) und die motorische Lateralität beim Hund (Batt et al. 2009, Branson und Rogers 2006). Es ist jedoch nicht bekannt, ob sich stark links oder rechts lateralisierte Tiere in ihrer Persönlichkeit unterscheiden.

Sensorische und motorische Lateralität

Man geht heute davon aus, dass sich im Laufe der Evolution zunächst die sensorische Einseitigkeit als Ausdruck der Spezialisierung der beiden Gehirnhemisphären und in der Folge erst die motorische Lateralität ausgebildet hat (Rogers und Andrews 2002, Vallortigara und Rogers 2005, Tommasi 2009, Rogers 2010). Tatsächlich ist die motorische Einseitigkeit bei vielen Tierarten sehr variabel ausgeprägt und stimmt in den wenigsten Fällen mit der sensorischen Einseitigkeit überein. Menschen (Harris et al. 2001) und Tiere welche zum Beispiel ihre Babys bevorzugt mit dem linken Auge betrachten und deshalb an der

linken Körperhälfte tragen, müssten wenn die motorische und sensorische Einseitigkeit sich gegenseitig bedingt Rechtshänder sein. Tatsächlich findet man solche Zusammenhänge jedoch nur selten und sie sind innerhalb der Spezies inkonsistent (Chapelain et al. 2009, Rogers 2010, Tomkins et al. 2010a). Beim Pferd fand sich keine Übereinstimmung des einseitigen Gebrauchs der Nase mit der motorischen Einseitigkeit (McGreevy and Rogers 2005) und beim Affen (Chapelain et al. 2009) und beim Hund (Tomkins et al. 2010b) wurden keine Parallelitäten zwischen visueller und motorischer Einseitigkeit gefunden.

An dieser Stelle möchte ich nun nicht weiter auf die motorische Einseitigkeit der Tiere eingehen, sondern in der Folge vielmehr die Bedeutung der sensorischen Einseitigkeit für die Beurteilung der Emotionalität und des Wohlergehens der Tiere diskutieren. Denn greifen wir den Faden auf, die sensorische Einseitigkeit sei mit der Qualität der Sinneseindrücke für das Tier verbunden, so gewinnt die Beobachtung der Lateralität des Tieres Aussagekraft zur Beurteilung des Befindens der Tiere, der Mensch-Tier Interaktion in Haltung und Training, sowie eventueller Trainingserfolge.

Lateralität und Wohlergehen

Es wurden bereits einige wenige Studien zur Ausprägung von Lateralität und dem Wohlergehen von Mensch und Tier veröffentlicht. Beim Menschen löst das Zeigen von Bildern mit emotionalen Inhalten nur bei Gebrauch des linken Auges (rechte Hemisphäre) Unterschiede in der Ausschüttung von Stress Hormonen (Cortisol) im Speichel (Wittling und Pfluger 1990) und Veränderungen des systolischen und diastolischen Blutdruck (Wittling et al. 1998) sowie Herzfrequenz (Wittling 1990) aus. Generell werden Tiere bei Gebrauch des linken Auges leichter von äußeren Gegebenheiten abgelenkt (Rogers 2010). Auch Pferde zeigen zunächst stärkere Angstreaktionen wenn ein Objekt im linken Auge sichtbar ist vergleichsweise zur Präsentation im rechten Auge (Austin and Rogers 2007).

Andererseits wird berichtet Schafe zeigten weniger Stress und Angst (gemessen in einer Reduktion der Herzfrequenz, sowie Cortisol und Adrenalin Produktion) wenn sie Bildern ihrer Artgenossen mit dem linken Auge sahen (da Costa et al. 2004) aber nicht wenn sie dem rechten Auge präsentiert wurde. Kühe, denen das Futter immer von der linken Seite angeboten wurde hatten eine bessere Milchleistung und einen besseren Reproduktionserfolg als solche die ihr Futter von rechts erhielten (Rizhova und Kokorina 2005). Zudem fand man interessante Verhaltensreaktionen in

einer Studie an nach der Geburt entweder links oder rechts abgeriebenen Fohlen. Im Alter von 10 Tagen ließen weniger rechts als links abgeriebene Fohlen den Kontakt mit Menschen zu. Außerdem zögerten rechts abgeriebene Fohlen den Kontakt mit Menschen länger raus und entfernten sich schneller wieder von diesen als links abgeriebene (de Boyer des Roches et al. 2011). Es heißt sogar die linke Hirnhälfte könne die Stress Verarbeitung der rechten Gehirnhälfte unterdrücken (Sullivan 2004). In diesem Sinne scheint es angebracht den Gebrauch der linken Sinnesorgane für die Aufnahme von Sinneseindrücken zu gestatten, auch wenn die Tiere zunächst etwas schreckhafter sind, denn sie benötigen diese anscheinend um die beobachtete Information zu verarbeiten.

In diesem Zusammenhang ist es sehr interessant, dass Pferde Menschen aus eigenem Antrieb heraus bevorzugt mit dem linken Auge betrachten (Farmer et al. 2010). Es besteht dringender Forschungsbedarf um zu klären ob Pferde Menschen nun wie ein Objekt (Austin and Rogers 2007, Larose et al. 2006, De Boyer Des Roches et al. 2008) mit emotionalem Informationsgehalt oder als einen Artgenossen einordnen, für dessen Betrachtung andere Spezies ebenfalls das linke Auge verwenden (Hamilton und Vermeire 1988, Pierce et al. 2000, Guo et al. 2009, Karenina et al. 2010). Zusätzlich kann nur spekuliert werden ob die Betrachtung des Menschen mit dem linken Auge durch die Verarbeitung von positiven als auch negativen Emotionen bedingt wird, denn auch für die Betrachtung von sowohl positiv als auch negativ gewertet Objekten verwenden Pferde das linke Auge und für neutral bewertete Objekte das rechte Auge (De Boyer Des Roches et al. 2008).

Stressbedingte Lateralität

Von Menschen weiß man dass sich die Lateralität der Gehirnhemisphären bei Stress bzw. bei Frustration wenn eine Aufgabe nicht bewältigt werden kann verstärkt (Schultheiss et al. 2009). In diesem Sinne empfiehlt es sich beim Tier unter verschiedenen Trainingsanforderung, oder den Kontakt mit Menschen auf ihre mögliche Lateralitäts- und somit Stressauslösung zu kontrollieren. All drei Bedingungen können verändert und die Ausprägung der Lateralität gemessen werden. Im nächsten Schritt könnten die Trainingsbedingungen, das Training und die Präsentation von Objekten oder Menschen von der linken und der rechten Seite in kleinen, aufbauenden Schritten angeboten werden. Schwächt sich die Lateralität darauf hin ab, so gewöhnt sich das Tier an die Trainingsbedingung, das Training, oder den Mensch-Tier Kontakt und erfährt somit wenig Stress. Steigert sich

die Lateralität jedoch, so kann man folgern die Stress Situation könne nicht bewältigt werden (Schultheiss et al. 2009). Um die Anwendbarkeit dieser Hypothese beim Tier zu überprüfen, werden für die Zukunft dringend Lateralitätsverlaufstudien in Kombination mit Herz-Frequenz-Variabilität und Cortisol Messungen benötigt.

Ein erster Hinweis dafür dass auch beim Tier Überlastung und Stress zu veränderter Lateralität führt zeigt eine Studie zum Gesundheitszustand von Löwen, denn ähnlich wie emotionale Überlastung bedingt auch Krankheit Stress. Löwen zeigen in der Regel eine eindeutige Präferenz für den Gebrauch der rechten Pfote. Bei den in italienischen Zoos gehaltenen Löwen stand der Grad der Lateralität im Gebrauch ihrer rechten Vorderpfote in direktem Zusammenhang mit ihrem Gesundheitszustand (Zucca et al. 2010).

Schlussfolgerung

Beobachtet man nun die Lateralität der Tiere in ihrem natürlichen Umfeld, in menschlicher Obhut, in der Interaktion mit Artgenossen und Menschen oder in Versuchen, so ermöglicht dieses zwei wichtige Schlüsse zu ziehen.

Je nachdem ob Tiere eine sensorische Links- oder Rechtslateralität zeigen kann man erkennen ob sie emotional oder kognitive reagieren. Sinneseindrücke haben einen emotionalen Informationsgehalt (z.B. bei Angst und bei freudiger Erregung), wenn sie vermehrt mit den linksseitigen Sinnesorganen aufgenommen und in der rechten, reaktiven Gehirnhemisphäre verarbeitet werden. Jedoch werden Sinneseindrücke eher rational verarbeitet, wenn rechtsseitige Sinnesorgane zur Evaluation verwendet und die Informationen in der linken Gehirnhemisphäre verarbeitet werden (Rogers and Andrews 2002, Vallortigara and Rogers 2005, Tommasi 2009).

Eine stark ausgeprägte, zunehmende sensorische Lateralität kann auf ein beeinträchtigtes Wohlergehen der Tiere hinweisen. Der Grad der sensorische Lateralität der Tiere passt sich der Emotionalität von Sinneseindrücken (de Latude et al. 2009, Larose et al. 2006), bei Überlastung (Schultheiss et al. 2009) und bei Krankheit (Zucca et al. 2010) flexibel an. Tiere und Menschen zeigen zwar auch in neutralen Gemütsverfassungen sensorische Lateralität. Jedoch verstärkt sie sich, wenn Tiere Stress erfahren, sprich wenn sie wiederholt mit Situationen anthropogenen oder natürlichen Ursprungs konfrontiert werden denen sie nicht gewachsen sind. Dies können sowohl Trainingsbedingungen und Trainingssituationen, als auch Krankheiten sowie ungünstige Umwelteinflüsse, wie etwa Raubtierdruck oder soziale Konkurrenz sein.

Literatur

- Andrew, R.J., Osorio, D., Budaev, S. (2009): Light during embryonic development modulates patterns of lateralization strongly and similarly in both zebrafish and chick. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (1519), S. 983–989.
- Austin, N.P., Rogers, L.J. (2007): Asymmetry of flight and escape turning responses in horses. *Laterality* 12 (5), S. 464–474.
- Basile, M., Boivin, S., Boutin, A., Blois-Heulin, C., Hausberger, M., Lemasson, A. (2009): Socially dependent auditory laterality in domestic horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* 12, S. 611–619.
- Batt, L.S., Batt, M.S., Baguley, J.A., McGreevy, P.D. (2009): The relationships between motor lateralization, salivary cortisol concentrations and behavior in dogs. *Journal of Veterinary Behaviour* 4 (6), S. 216–222.
- Branson, N.J., Rogers, L.J. (2006): Relationship between paw preference strength and noise phobia in (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology* 120 (3), S. 176–183.
- Chapelain, A., Blois-Heulin, C. (2009): Lateralization for visual processes: eye preference in Campbell's monkeys (*Cercopithecus c. campbelli*). *Animal Cognition* 12 (1), S. 11–19.
- da Costa, A.P., Leigh, A.E., Man, M.-S., Kendrick, K.M. (2004): Face pictures reduce behavioural, autonomic, endocrine and neural indices of stress and fear in sheep. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271 (1552), S. 2077–2084.
- de Boyer Des Roches, A., Richard-Yris, M.-A., Henry, S., Ezzaouia, M., Hausberger, M. (2008): Laterality and emotions: visual laterality in the domestic horse (*Equus caballus*) differs with objects' emotional value. *Physiology & Behavior* 94 (3), S. 487–490.
- de Boyer des Roches, A., Durier, V., Richard-Yris, M.-A., Blois-Heulin, C., Ezzaouia, M., Hausberger, M., Henry, S. (2011): Differential outcomes of unilateral interferences at birth. *Biology Letters* 7 (2), S. 177–180.
- de Latude, M., Demange, M., Bec, P., Blois-Heulin, C. (2009): Visual laterality responses to different emotive stimuli by red-capped mangabeys, *Cercocebus torquatus torquatus*. *Animal Cognition* 12 (1), S. 31–42.
- Farmer, K., Krueger, K. Byrne, R. (2010): Visual laterality in the domestic horse (*Equus caballus*) interacting with humans. *Animal Cognition* 13, S. 229–238.
- Ghirlanda, S., Vallortigara, G. (2004): The evolution of brain lateralization: a game-theoretical analysis of population structure. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271 (1541), S. 853–857.
- Guo, K., Meints, K., Hall, C., Hall, S., Mills, D. (2009): Left gaze bias in humans, rhesus monkeys and domestic dogs. *Animal Cognition* 12 (3), S. 409–418.
- Hamilton, C.R., Vermeire, B.A. (1988): Complementary hemispheric specialization in monkeys. *Science* 242 (4886), S. 1691–1694.
- Hanggi, E. B. (1999): Interocular transfer of learning in horses (*Equus caballus*). *Journal of Equine Veterinary Science* 19 (8), S. 518–524.
- Harris, L.J., Almerigi, J.B., Carbary, T.J., Fogel, T.G. (2001): Left-side infant holding: A test of the hemispheric arousal-attentional hypothesis. *Brain and Cognition* 46 (1-2), S. 159–165.
- Karenina, K., Giljov, A., Baranov, V., Osipova, L., Krasnova, V., Malashichev, Y. (2010): Visual laterality of calf–mother interactions in wild whales. *PLoS ONE* 5 (11), e13787.
- Kilian, A., Fersen, L. von, Güntürkün, O. (2005): Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin. *Behavioural Processes* 68 (2), S. 179–184.
- Larose, C., Richard-Yris, M.-A., Hausberger, M., Rogers, L.J. (2006): Laterality of horses associated with emotionality in novel situations. *Laterality* 11 (4), S. 355–367.
- Magat, M., Brown, C. (2009): Laterality enhances cognition in Australian parrots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1676), S. 4155–4162.
- McGreevy, P.D., Rogers, L.J. (2005): Motor and sensory laterality in thoroughbred horses. *Applied Animal Behaviour Science* 92 (4), S. 337–352.
- 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), S. 475–483.
- Podhajski, A. (1965): *Die klassische Reitkunst*. München, Nymphenburger Verlagshandlung.
- Reddon, A.R., Hurd, P.L. (2009): Individual differences in cerebral lateralization are associated with shy-bold variation in the convict cichlid. *Animal Behaviour* 77 (1), S. 189–193.
- Rizhova, L.Y., Kokorina, E.P. (2005): Behavioural asymmetry is involved in regulation of autonomic processes: Left side presentation of food improves reproduction and lactation in cows. *Behavioural Brain Research* 161 (1), S. 75–81.
- Robins, A., Rogers, L.J. (2004): Lateralized prey-catching responses in the cane toad, *Bufo marinus*: analysis of complex visual stimuli. *Animal Behaviour* 68 (4), S. 767–775.
- Rogers, L.J. (2000): Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages. *Brain and Language* 73 (2), S. 236–253.
- Rogers, L.J. (2002): Advantages and disadvantages of lateralization. In: L. J. Rogers, & R. Andrew, eds. *New York, Cambridge University Press*, S. 126–153.

- Rogers, L.J. (2010): Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 127 (1-2), S. 1–11.
- Rogers, L.J., Andrew, R. (2002): *Comparative Vertebrate Lateralization*. New York, Cambridge University Press.
- Sakai, M., Hishii, T., Takeda, S., Kohshima, S. (2006): Laterality of flipper rubbing behaviour in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*): Caused by asymmetry of eye use? *Behavioural Brain Research* 170 (2), S. 204–210.
- Schultheiss, O.C., Riebel, K., Jones, N.M. (2009): Activity inhibition: A predictor of lateralized brain function during stress? *Neuropsychology* 23 (3), S. 392–404.
- Siniscalchi, M., Quaranta, A., Rogers, L.J. (2008): Hemispheric specialization in dogs for processing different acoustic stimuli. *PloS ONE* 3, e3349.
- Siniscalchi, M., Sasso, R., Pepe, A.M., Vallortigara, G., Quaranta, A. (2010): Dogs turn left to emotional stimuli. *Behavioural Brain Research* 208 (2), S. 516–521.
- Steinbrecht, G. (1886): *Das Gymnasium des Pferdes* (Paul Plinzner ed.). Paul Plinzner.
- Sullivan, R.M. (2004): Hemispheric Asymmetry in Stress Processing in Rat Prefrontal Cortex and the Role of Mesocortical Dopamine. *Stress* 7 (2), S. 131–143.
- Tomkins, L.M., McGreevy, P.D., Branson, N.J. (2010a): Lack of standardization in reporting motor laterality in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Journal of Veterinary Behaviour* 5 (5), S. 235–239.
- Tomkins, L.M., Williams, K.A., Thomson, P.C., McGreevy, P.D. (2010b): Sensory Jump Test as a measure of sensory (visual) lateralization in dogs (*Canis familiaris*). *Journal of Veterinary Behavior* 5 (5), S. 256–267.
- Tommasi, L. (2009): Mechanisms and functions of brain and behavioural asymmetries. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (1519), S. 855–859.
- Vallortigara, G., Rogers, L.J. (2005): Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *The Behavioral and Brain Sciences* 28 (4), S. 575–633.
- Wittling, W. (1990): Psychophysiological correlates of human brain asymmetry: Blood pressure changes during lateralized presentation of an emotionally laden film. *Neuropsychologia* 28 (5), S. 457–470.
- Wittling, W., Pflüger, M. (1990): Neuroendocrine hemisphere asymmetries: Salivary cortisol secretion during lateralized viewing of emotion-related and neutral films. *Brain and Cognition* 14 (2), S. 243–265.
- Wittling, W., Block, A., Schweiger, E., Genzel, S. (1998): Hemisphere Asymmetry in Sympathetic Control of the Human Myocardium. *Brain and Cognition* 38 (1), S. 17–35.
- Zucca, P., Baciadonna, L., Masci, S., Mariscoli, M. (2010): Illness as a source of variation of laterality in lions (*Panthera leo*). *Laterality* 16 (3), S. 356–366.