

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Linda Víšková

Kognitivní schopnosti u plazů: individuální schopnost učení vs. mezidruhové srovnání

Cognitive abilities in reptiles: individual learning ability vs. interspecies comparison

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.

Praha, 2023

Poděkování

Děkuji tímto RNDr. Evě Landové, Ph.D. za veškerou pomoc, trpělivost a rady při psaní této bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala RNDr. Petře Frýdlové, Ph.D. za pomoc s mapováním zjištěných typů kognitivních schopností plazů vzhledem k jejich známé fylogenezi a za úvod do srovnávacích fylogenetických metod spolu s ukázkou práce s příslušnými programy.

Prohlášení:

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

V Praze, 3. 5. 2023

Podpis

ABSTRAKT

Kognitivní schopnosti „plazů“ byly dlouho opomíjeným tématem ve srovnání s výzkumem kognice u dalších dvou skupin tetrapodů – savců a ptáků. V poslední době se však poměrně hojně začaly objevovat práce, které testují vybrané aspekty různých kognitivních schopností právě u „plazů“. V této práci byly identifikovány jednotlivé typy zkoumaných kognitivních úloh (zaměřených na numerické schopnosti, prostorové učení, reverzní učení, vizuální diskriminaci, sociální učení, „problem-solving“ či operantní podmiňování) a dále podrobně rozebrány metody jejich testování u „plazů“. Následně byly pro přehlednost v rámci parafoyletické skupiny „plazů“ vymapovány dané kognitivní schopnosti pro jednotlivé čeledi (i konkrétní druhy) na fylogenetický strom. Obecným problémem byl v některých pracích menší počet testovaných jedinců (minimum 1, maximum 559, medián 15) vzhledem k často velkému počtu studovaných faktorů (minimum 1, maximum 14, medián 4) a široké interindividuální variabilitě v kognitivní performanci. Ačkoliv množství prací o kognitivních schopnostech „plazů“ v posledních deseti letech stoupá, kvalitativní analýza naznačuje výskyt jednodušších typů kognice. Kvantitativní či fylogenetickou analýzu kognitivních schopností „plazů“ zatím znemožňuje malé taxonomické pokrytí a nesjednocená metodika testování. Nyní existuje pouze 13 prací věnovaných komparativnímu srovnání v rámci jedné či napříč vícero čeleděmi „plazů“.

Klíčová slova

kognice u „plazů“, srovnávací přístup, numerické schopnosti, prostorové učení, diskriminační učení, reverzní učení, „problem-solving“ úlohy, sociální učení, operantní podmiňování

ABSTRACT

The cognitive abilities of "reptiles" have long been a neglected topic compared to research on cognition in two other groups of tetrapods – mammals and birds. Recently, however, studies testing selected aspects of various cognitive abilities in "reptiles" have become quite abundant. In this thesis, the different types of cognitive tasks studied were determined (focusing on numerical abilities, spatial learning, reversal learning, visual discrimination, social learning, "problem-solving" or operant conditioning) and then the methods of testing them in "reptiles" were discussed in detail. Subsequently, within the paraphyletic group "reptiles", the given cognitive abilities for each family (and specific species) were mapped with respect to their phylogeny. A general problem in some studies was the smaller number of subjects tested (minimum 1, maximum 559, median 15) relative to the often great number of factors studied (minimum 1, maximum 14, median 4) and the wide interindividual variability in cognitive performance. Although the amount of work on the cognitive abilities of "reptiles" has been rising over the last decade, qualitative analysis suggests the presence of simpler types of cognition. A quantitative or phylogenetic analysis of "reptilian" cognitive abilities has so far been precluded by low taxonomic coverage and non-uniform methodology. There are now only 13 papers comparing one or more families of "reptiles".

Key words

cognition in "reptiles", comparative approach, numerical abilities, spatial learning, discrimination learning, reversal learning, "problem-solving" tasks, social learning, operant conditioning

OBSAH

1.	Úvod.....	1
2.	Vymezení skupiny „plazi“ pro účely shrnující studie o jejich kognitivních schopnostech.	2
2.1.	Definice „plazů“ pro potřeby této bakalářské práce	2
2.2.	Metodika vyhledávání článků o kognici „plazů“	2
2.3.	Velikost mozku.....	3
3.	Specifika studia kognitivních schopností plazů, kritické faktory a potenciál jednotlivých typů úloh pro další srovnávací studie.....	4
3.1.	Numerické úlohy či kvantitativní diskriminace.....	5
3.1.1.	Metodické přístupy pro zjišťování numerických schopností.....	5
3.1.2.	Numerické schopnosti želv (Testudines).....	7
3.1.3.	Numerické schopnosti ještěřů (Sauria).....	8
3.2.	Prostorová orientace	9
3.2.1.	Typy prostorové orientace.....	10
3.2.2.	Prostorové učení v rámci topografické orientace u želv (Testudines).....	12
3.2.3.	Prostorové učení v rámci topografické orientace u ještěřů (Sauria).....	14
3.2.4.	Prostorové učení v rámci topografické orientace u hadů (Serpentes)	15
3.2.5.	Prostorové učení v rámci topografické orientace krokodýlů (Crocodylia)	16
3.3.	Vizuální diskriminace.....	17
3.3.1.	Diskriminační učení u želv (Testudines).....	17
3.3.2.	Diskriminační učení u ještěřů (Sauria).....	18
3.3.3.	Diskriminační učení u hadů (Serpentes).....	19
3.3.4.	Diskriminační učení u hatérií (Rhynchocephalia).....	19
3.4.	Reverzní učení.....	20
3.4.1.	Reverzní učení u želv (Testudines)	20
3.4.2.	Reverzní učení u ještěřů (Sauria)	21
3.4.3.	Reverzní učení u hadů (Serpentes).....	22
3.4.4.	Reverzní učení u krokodýlů (Crocodylia)	22
3.5.	Úlohy na řešení nového problému („ <i>problem-solving</i> “ či „ <i>instrumental task</i> “).....	22
3.5.1.	Řešení problému u želv (Testudines)	23
3.5.2.	Řešení problému u ještěřů (Sauria)	23

3.5.3.	Řešení problému u hadů (Serpentes).....	24
3.5.4.	Řešení problému u krokodýlů (Crocodylia).....	24
3.6.	Sociální učení se zaměřením na sledování pohledu, učení odpozorováním a imitaci.....	25
3.6.1.	Shrnutí sociálního učení u želv (Testudines).....	25
3.6.2.	Shrnutí sociálního učení u ještěřů (Sauria).....	25
3.7.	Operantní podmiňování.....	26
3.7.1.	Operantní podmiňování u želv (Testudines)	26
3.7.2.	Operantní podmiňování u ještěřů (Sauria).....	27
3.7.3.	Operantní podmiňování u hadů (Serpentes).....	27
3.7.4.	Operantní podmiňování u krokodýlů (Crocodylia)	27
3.7.5.	Operantní podmiňování u hatérií (Rhynchocephalia)	27
4.	Předběžné výsledky metaanalýzy.....	28
5.	Závěr a diskuze.....	30
6.	Seznam použité literatury	35

1. ÚVOD

Kognice je stěžejní součástí života každého živočicha, jelikož právě pomocí ní získávají, uchovávají a následně i aplikují nově obdržené znalosti v řadě důležitých situacích, kterými může být například hledání potravy, sexuálního partnera, úkrytu či vyhnutí se predaci. U „plazů“ se však studie na téma kognitivních schopností objevují zejména až v posledních dvaceti letech (přibližně 101 prací od roku 2000), přičemž v minulosti byly jejich schopnosti vcelku podceňované (cca 29 prací do roku 2000). V dnešní době také vyvstává otázka, zda míra kognitivních schopností opravdu souvisí s počtem neuronů, či je pouze jejich hrubým přiblížením.

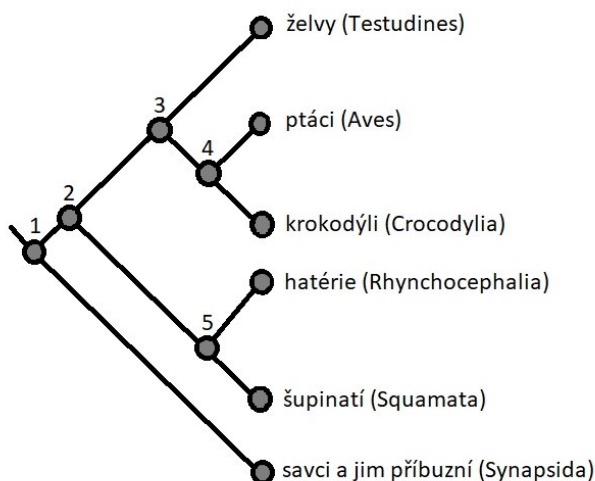
Cílem této práce je kriticky shrnout poznatky o různých typech kognitivních úloh objevujících se u „plazů“ a vymapovat, které jednotlivé čeledi se v nich objevují nejčastěji. Zároveň také u některých typů řešených úloh kvalitativně rozklíčovat skutečné kognitivní schopnosti „plazů“ s ohledem na jejich individuální variabilitu, pohlaví a teplotu při testování, která může ovlivnit jejich performanci. Prohledáváním vědeckých databází by měl být získán co nejúplnější přehled o jednotlivých typech kognice v rámci studované skupiny. Kritický pohled na dané studie by měl dále zjistit, jaká jsou kritéria úspěchu a neúspěchu v daných úlohách a zda některé z nich nevykazují spíše negativní výsledky. Sledován bude i počet testovaných jedinců, který bývá nízký vzhledem k počtu testovaných faktorů, složitosti úlohy a velké individuální variabilitě jedinců v kognitivní performanci. Zhodnocena by měla být i kognitivní náročnost úloh řešených v jednotlivých aspektech kognice (numerické schopnosti, prostorová orientace, řešení různých hlavolamů – tzv. „problem-solving task“, vizuální diskriminace, efektivita změn pravidel při učení – tzv. „reversal task“, a i samotné operantní podmiňování), pokud to princip a design daných úloh dovolí. Celkově by mělo být zhodnoceno, zda v rámci určitého typu kognice dané taxony používají spíše jednodušší typy strategií nebo naopak ty složitější, a následně vyhodnotit celkový stav znalostí o kognici u „plazů“. Tato práce by měla následně přispět k vytipování úloh vhodných pro široké komparativní studie kognitivních schopností u plazů, které by pak v budoucnu umožnily srovnání s určitými parametry nervové soustavy (počtem neuronů apod.).

2. VYMEZENÍ SKUPINY „PLAZI“ PRO ÚČELY SHRNUJÍCÍ STUDIE O JEJICH KOGNITIVNÍCH SCHOPNOSTECH

2.1. Definice „plazů“ pro potřeby této bakalářské práce

„Plazi“, jsou dnes považováni za parafyletický taxon, nicméně řada shrnujících studií zabývajících se analýzou kognitivních schopností toto označení používá (Burghardt, 2013; Matsubara et al., 2017; Roth et al., 2019; Szabo, Noble, & Whiting, 2021b; Wilkinson & Huber, 2012). I v této práci se držím zavedeného schématu „plazů“ jako parafyletické skupiny, kvůli čemuž jsou uváděni v uvozovkách.

Tradiční skupina „plazi“ (Reptilia), je starobyloou skupinou obratlovců, která patří do linie Sauropsida (Huxley, 1864). Do této skupiny byly tradičně řazeny Testudines (želvy) a linie Diapsida, která se dále dělí na Lepidosauria (zahrnující Squamata – šupinaté a Rhynchocephalia – hatérie) a Archosauria (počítaje v to krokodýly – Crocodylia a ptáky – Aves; Gauthier et al., 1988). Želvy jsou však také v některých studiích považovány za možnou sesterskou skupinu taxonu Lepidosauria (Lyson et al., 2012) či taxonu Archosauria (Chiari et al., 2012), a tak je jejich pozice ve fylogenezi poněkud nejasná (Northcutt, 2013).



Obrázek 1 Kladogram zobrazující hlavní skupiny (1) amniot. Další nody označují Sauropsida (2), Archelosauria (3), Archosauria (4), Lepidosauria (5) (podle Frýdlové et al., 2020).

Publikace o kognitivních schopnostech „plazů“ často zmiňují následující taxony bez ohledu na jejich současnou fylogenetickou pozici: želvy (Testudines), krokodýli (Crocodylia), hatérie (Rhynchocephalia), šupinaté (Squamata), které případně dále rozdělují na ještěry (Sauira) a hady (Serpentes).

Problémem je, že většina autorů pojednávajících o kognici „plazů“ neuvažuje o ptácích (Aves) jako taxonomické podskupině, proto nemohou být „plazi“ při posuzování kognitivních schopností považováni za monofyletickou skupinu, ale za parafyletickou, nezahrnující ptáky a další již vymřelé taxony (Northcutt, 2013). Tento přístup poněkud komplikuje úvahy o evoluci kognitivních schopností u zmíněných skupin. Pro pochopení evoluce těchto schopností je potřeba shromáždit komparativní informace jak pro kognitivní performanci ptáků, tak i „plazů“, kde ovšem máme mnohem méně komparativních dat. Vhodná kognitivní úloha by měla být ideálně testovatelná u všech výše zmíněných taxonů a měla by odrážet jak jejich kognitivní performanci, tak i respektovat jejich morfologické a ekologické predispozice úlohu zvládnout a motivaci dané schopnosti vůbec projevit.

2.2. Metodika vyhledávání článků o kognici „plazů“

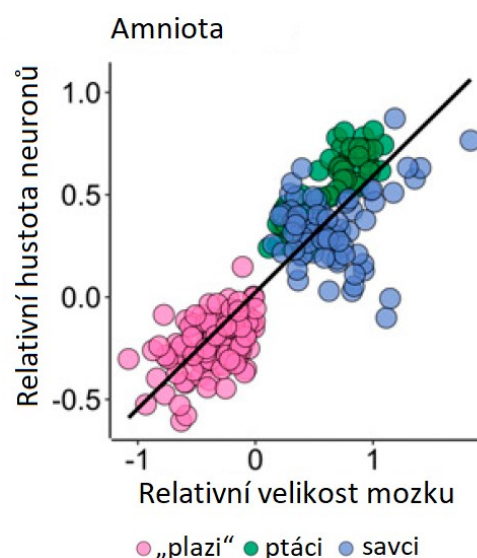
Pro účely této práce byly při vyhledávání literatury o kognici u „plazů“ používány jak taxonomicky platné názvy vyšších taxonů, tak i jejich tradičně používané označení, viz výše. Klíčovým slovem pro vyhledávání publikací v databázi Web of Science (a pro doplnění částečně v Google Scholar) bylo slovo

označující jednotlivé kognitivní schopnosti (například: cognition, learning, spatial learning, numerical abilities, discrimination learning, reversal learning a další) a druhým klíčovým slovem bylo označení taxonu (například: reptiles, lizards, snakes), nebo název čeledi (například: Lacertidae, Scincidae, Testudinidae a podobné). Touto cestou se podařilo najít a po prostudování zahrnout 130 dostupných publikací shrnutých v tabulce (viz ukázka, Tabulka 1).

2.3. Velikost mozku

Jak už bylo zmíněno výše, velikost mozku a také počet neuronů mohou sloužit jako hrubé přiblížení pro získání představy o kognitivních schopnostech, ačkoliv detailní znalost funkčních spojení, množství a efektivity synaptických propojení by byla pravděpodobně ještě lepším korelátém celkové kognitivní performance (Kverková et al., 2022). Tradičně, bývají některé části mozku tetrapodů, koncový mozek (*telencephalon*) a mozeček (*cerebellum*), spojované s vyššími kognitivními schopnostmi, a zároveň lze u těchto částí mozku pozorovat v průběhu evoluce zvyšující se počet neuronů (Kverková et al., 2022). Nicméně, tyto schopnosti a kapacita mozku (daná i velikostí některých jeho částí) byly v minulosti napříč různými skupinami tetrapodů porovnávány zejména podle jejich velikosti (váhy, objemu). Přičemž byly opomíjeny kvantitativní parametry jako jsou počty neuronů, které jsou základními výkonnými jednotkami činnosti nervové soustavy tetrapodů společně s počtem aktivních neuronálních propojení – synapsí. Počty neuronů v mozku a jeho hlavních částech jsou ale nyní pro mnoho taxonů v rámci tetrapod včetně mnoha taxonů „plazů“ dostupné (Kverková et al., 2022), zatímco informace o počtu aktivních synapsí chybí. Kognitivní performance jednotlivých taxonů „plazů“ nicméně byly dosud srovnávány jen částečně (Polonyiová, 2018; Szabo, Noble, & Whiting, 2021b).

Podle Kverkové et al. (2022) je patrné, že „plazi“ mají nápadně méně neuronů (je-li uvažován jejich absolutní, tak i relativní počet) než různé taxony v rámci skupiny ptáků a savců. Konkrétní počet neuronů v celém mozku se pohyboval pro ilustraci u různých druhů „plazů“ v rozmezí 1 771 000 (gekon *Tropicolotes steudneri*, čeleď Gekkonidae) až 81 535 000 (krokodýl nilský *Crocodylus niloticus*, čeleď Crocodylidae). U ptáků byl minimální počet neuronů 80 478 000 (křepelka čínská – *Coturnix chinensis*), zatímco maximální 1 897 867 000 (vůr velký – *Bubo bubo*). Pro možnost vizuálního srovnání musela být poté u taxonů šupinatých (Squamata) a želv (Testudines) škála zobrazující absolutní počet neuronů dokonce 30x zvětšena, jelikož výsledné hodnoty se oproti ostatním skupinám tetrapodů lišily řádově. Nicméně i z hlediska absolutní a relativní velikosti mozku dosahují „plazi“ oproti ostatním tetrapodům nejnižších hodnot – viz Obrázek 2 (Kverková et al., 2022).



Obrázek 2 Relativní velikost mozku vůči relativní hustotě neuronů napříč hlavními skupinami amniot: „plazů“, ptáků a savců (přejato a upraveno podle Kverkové et al., 2022).

Z obecnějšího pohledu u tetrapodů došlo během evoluce ke zvýšení počtu i hustoty neuronů, nicméně to platí zejména pro endotermní obratlovce, jelikož u „plazů“ zůstala velikost mozku přibližně stále stejná

(Kverková et al., 2022). Tendence zvyšování hustoty neuronů je viditelná na grafu výše (Obrázek 2), který zároveň podporuje tvrzení Kverkové a kolegů (2022), že: „Velká relativní velikost mozku má tendenci se vyskytovat společně s vysokou relativní hustotou neuronů“.

Při srovnání distribuce neuronů v mozku „plazů“ oproti ptákům a savcům jsou poté přítomné různé trendy. Pro přehledné srovnání byl v práci Kverkové et al. (2022) mozek rozdělen do tří částí – koncového mozku (*telecephalon*), mozečku (*cerebellum*) a ostatních částí zahrnující mezimozek (*diencephalon*), střední mozek (*mesencephalon*) a prodlouženou míchu (*medulla oblongata*). Zatímco u „plazů“, konkrétně šupinatých, převládaly neurony v oblasti koncového mozku a ostatních částech, u želv a krokodýlů byla viditelná tendence zvyšujícího se zastoupení většího počtu neuronů v mozečku. Oproti tomu u bazálních skupin ptáků, a poté i savců opět převládala distribuce většího počtu neuronů v mozečku. U zbylých skupin ptáků („core landbirds“) pak neurony podobně jako u „plazů“ dominovaly především v koncovém mozku.

3. SPECIFIKA STUDIA KOGNITIVNÍCH SCHOPNOSTÍ PLAZŮ, KRITICKÉ FAKTORY A POTENCIÁL JEDNOTLIVÝCH TYPŮ ÚLOH PRO DALŠÍ SROVNÁVACÍ STUDIE

Kognice jako taková je pro všechny živočichy důležitá z hlediska získávání, uchovávání a využívání informací obdržených z okolí, na základě kterých poté jednájí a přizpůsobují své budoucí chování. Tyto procesy jsou důležité jak pro hledání a získávání potravy, partnera či úkrytů, ale také pro vyhnutí se predaci nebo přizpůsobení se změnám ve svém okolí (Shettleworth, 2010).

Konkrétně u „plazů“ je kognice tématem, které bylo v minulosti zejména oproti skupinám ptáků a savců poměrně opomíjeno i přes důležitost, kterou hraje v porozumění evoluci kognitivních schopností u tetrapodů (Burghardt, 2013; Wilkinson & Huber, 2012). Kdysi bylo v rámci studia kognice u zvířat konsensuálně uvažováno o tom, že „plazi“ nemají kognitivní schopnosti na takové úrovni jako je tomu u výše zmíněných druhů dvou skupin (De Meester & Baeckens, 2021). Nicméně, tato skutečnost mohla být způsobena nevhodným designem úloh, ve kterých byli jedinci zejména z řad šupinatých v minulosti testováni – ať už se jednalo o neadekvátní teplotu v okolních podmínkách či například nepřiměřenou motivaci (Burghardt, 1977).

Dnes jsou však kognitivní schopnosti „plazů“ již poměrně často studovaným tématem, na což může ukazovat 127 nalezených relevantních publikací při vyhledání klíčových slov „cognition and reptiles“ či 69 nalezených publikací při použití výrazů „cognitive abilities and reptiles“ v databázi Web of Science. I přes to se však o jejich kognitivních schopnostech zatím neví tolik, jako je tomu například u ptáků a savců, kde jsou počty nalezených odkazů na relevantní práce ve stejné databázi mnohonásobně vyšší – 1520 pro „cognition and birds“ a 995 pro „cognition and mammals“.

Na klíčová slova „plazi“ a kognice bylo nalezeno celkem osm review (Burghardt, 2013; Matsubara et al., 2017; Northcutt, 2013; Roth et al., 2019; Wilkinson & Huber, 2012) přičemž nejstarší bylo publikováno roku 1977 (Burghardt, 1977) a nejnovější roku 2021 (De Meester & Baeckens, 2021; Szabo, Noble, & Whiting, 2021b). Z celkového pohledu patří mezi nejčastější typy testovaných úloh, které se v rámci studií zabývajících se kognitivními schopnostmi u „plazů“ objevují, ty spojené s prostorovou

orientací, diskriminačním učením, numerickou a kvantitativní diskriminací, reverzním učením, sociálním učením, operantním podmiňováním (kterému obvykle předchází klasické podmiňování), a také mnoho úloh spojených s řešením určitého problému (takzvané „*problem-solving*“ tasks), viz Tabulka 1, Obrázek 13 a 14. V práci budou dále ke každému ze zmíněných typů kognitivních úloh rozebrány podrobnosti a příklady v rámci jednotlivých taxonů želv, šupinatých a případně i u hatérií a krokodýlů (kteří se však objevují při studiu kognitivních schopností plazů spíše ojediněle).

3.1. Numerické úlohy či kvantitativní diskriminace

Numerické úlohy jsou zaměřeny na numerické schopnosti, které jsou někdy nazývány také jako kvantitativní schopnosti či numerické kompetence (Lin et al., 2021; Petrazzini et al., 2017). Schopnost posuzování množství, ať už z pohledu většího ku menšímu či v konkrétních počtech, je pro živočichy důležitá jak při hledání potravy, páření, boji nebo například predaci (Petrazzini et al., 2017).

Oproti ostatním kognitivním úlohám, které jsou ve spojitosti s „plazy“ testovány, jsou numerické úlohy těmi méně častými. O tomto vypovídá poměrně nízký počet relevantních publikací, které jsou k daným klíčovým slovům dostupné na doméně Web of Science. Po vyhledání například „quantitative abilities and reptiles“ bylo k nalezení pouze 40 odkazů na publikace, pro „numerical abilities and reptiles“ pak 13 odkazů a v ostatních souvisejících subkategoriích použitých pro vyhledávání (quantitative abilities and turtles, numerical abilities and snakes, numerical competence and lizards či podobné) byly dané počty souvisejících odkazů na relevantní publikace většinou ještě nižší, přičemž většina nalezených nebyla vzhledem k tématu této bakalářské práce plně relevantní. Jak je shrnuto v tabulce (Tabulka 1), ve výsledku se podařilo dohledat celkem 8 publikací zahrnující pouze skupiny želv (Testudines) a šupinatých (Squamata).

Nízký počet nalezených prací je zarážející, protože určité typy numerických schopností byly prokázány u hmyzu, jako je například potemník moučný (Carazo et al., 2012) či mravenci (d’Ettorre et al., 2021). Dále u ryb jako je živorodka duhová (Bisazza et al., 2014) či u kuňky východní zastupující obojživelníky (Stancher et al., 2015). Současně také u ptáků, jako je například lejsčík (Garland et al., 2012), a u savců, pro příklad u lachtanů (Abramson et al., 2011) či u mnoha druhů primátů (Hanus & Call, 2007).

3.1.1. Metodické přístupy pro zjišťování numerických schopností

3.1.1.1. Teoretický koncept numerických kognitivních schopností

Numerické schopnosti u zvířat je možné podle Davise & Pérusse (1988) rozdělit do čtyř kategorií na základě toho, jak velké množství položek je hodnoceno, a jakým způsobem je vnímán počet jednotlivých položek. Rozlišuje se:

1. *Relativní posuzování početnosti* („*relative numerosness judgements*“), které spočívá v rozeznání „více versus méně“.
2. *Posouzení malého množství položek* („*subitizing*“), kde se jedná o rychlé přiřazení „numerické nálepky“ obvykle do počtu čtyř (u zvířat) či šesti položek (u dětí).
3. *Odhadování bez nutnosti počítat* („*estimation*“), tedy přiřazení „numerické značky“ ve větších počtech položek bez reálného počítání.

4. *Pravé počítání* („*counting*“) označující schopnost určit absolutní počet položek prostřednictvím vyčíslení.

Kritéria pro definici pravého počítání byla odvozena z dětské vývojové psychologie. Každý počet (množství) je opět reprezentované určitou „numerickou značkou“. Zároveň pravé počítání vyžaduje vnímání pořadí, kdy poslední číslo (značka) v řadě zároveň označuje absolutní počet. Počítané položky mohou být jakékoliv objekty bez ohledu na jejich tvar, barvu, velikost a prostorovou distribuci (Gelman & Gallistel, 1978).

Všechny tyto kvantitativní schopnosti je možné dále teoreticky rozdělit na jednodušší a složitější podle náročnosti zapojených kognitivních operací. Podle mého názoru lze poté do složitějších schopností zařadit zejména „pravé počítání“, kde se již jedná o uvědomělé vyčíslení konkrétního čísla oproti odhadování, které se objevuje v ostatních třech kategoriích. Naopak odhadování relativní početnosti lze označit za nejméně náročnou numerickou schopnost.

V souvislosti s numerickými schopnostmi je také zmiňováno Weberovo pravidlo, které zjednodušeně říká, že rozlišovací schopnost živočichů klesá s narůstajícím poměrem mezi množstvím (Lin et al., 2021). Tedy, že úspěšnost v rozeznání odlišného množství je vyšší u většího rozdílu mezi porovnávanými položkami (například 1 ku 10) než při vyváženějším poměru (9 ku 10). Toto pravidlo se objevuje i v několika pracích spojených s „plazy“ (Petrazzini et al., 2017, 2018; Szabo, Noble, McCloghry, et al., 2021).

Dosažené kognitivní schopnosti můžeme tedy posuzovat podle zapojení různě náročných typů kognice. Kognitivní performanci (výkon) jedinců však můžeme posuzovat i podle úspěchu při diskriminaci blízkých (tedy malých) či vzdálenějších (velkých) početních poměrů v rámci jednoho typu úlohy.

3.1.1.2. Praktické testy (eseje)

Pro zjišťování numerických/kvantitativních schopností se nejčastěji využívají dva typy praktických testů – takzvaný *test spontánní volby* („*spontaneous choice test*“) a *tréninkové procedury* („*training procedures*“; Agrillo & Bisazza, 2014). Zatímco *test spontánní volby* sleduje přirozenou reakci jedince na předkládané podněty, *tréninkové procedury* představují určitý sled úloh s využitím operantního podmiňování.

Při *testu spontánní volby* jsou testovanému jedinci předloženy většinou dva relevantní podněty, které se určitým způsobem liší v početnosti (například 2 versus 4 plátky mrkve; Greis et al., 2022). Následně je pozorována reakce daného jedince a zaznamenána jeho první volba, kde je očekávána preference vůči většímu množství za účelem zvýšení příjmu potravy (Agrillo & Bisazza, 2014).

U *tréninkových procedur* je potřeba jedince nejprve naučit rozeznávat číselné pravidlo ještě před započítáním samotného testování (takzvaný pre-trénink). Obvykle je zde určitý neutrální podnět spojován s odměnou, nejčastěji potravou, aby byl živočich motivován do další práce. Tímto podnětem mohou být například červené krychle (Lin et al., 2021) či žluté disky (Petrazzini et al., 2018). Pomocí této zkušenosti se jedinec posléze naučí pracovat s daným aparátem a díky odměnám je motivován pro volbu „správné“ možnosti. Následně je obvykle provedena série úloh na početní diskriminaci pro zjištění, zda jedinec dosáhl zvoleného kritéria (Agrillo & Bisazza, 2014).

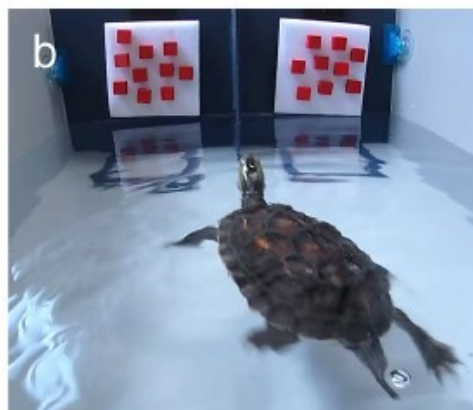
Obě zmíněné metody je však možné také kombinovat. Jedinec je z počátku pro naučení numerického pravidla za volbu správné možnosti odměňován, nicméně v dalším průběhu testování již ne (Agrillo & Bisazza, 2014).

Každá z těchto metod má nicméně své klady i zápory. Při testování spontánní volby je reakce daného živočicha považována za přirozenou, jelikož nebyla ovlivněna žádným předchozím učením, jako je tomu u tréninkových procedur. Na druhou stranu zde mohou mít vliv různé zrakové či čichové nápovědy, jelikož je jedincům přímo nabízen daný relevantní podnět (Petrazzini et al., 2017). Nicméně důležitou roli pro každého živočicha zastává také motivace, která je zejména u první z metod klíčová (Agrillo & Bisazza, 2014; Szabo, Noble, McCloghry, et al., 2021). Pokud se totiž objeví nulové výsledky, nemusí nutně ukazovat na nedostatečnou diskriminaci, jelikož z pohledu jedince mohou být obě možnosti dostatečně výhodné (Agrillo & Bisazza, 2014). Lepších výkonů pak obecně dosahují jedinci při tréninkových procedurách nežli při spontánní volbě, avšak zde zůstává možnost, že by se tyto schopnosti neobjevily za přirozených podmínek (Agrillo & Bisazza, 2014).

3.1.2. Numerické schopnosti želv (Testudines)

Schopnost želv posuzovat množství a vybírat větší kvantitu byla v nalezených pracích studována pouze u čeledi batagurovitých (Geoemydidae) a želvovitých (Testudinidae).

V práci Lin et al. (2021) se pět jedinců sladkovodních želv čínských (*Mauremys sinensis*) pomocí metody tréninkových procedur učilo rozeznávat větší množství červených krychlí, které se objevovaly na dvou deskách v počtech od 1 do 10 (viz Obrázek 3). I přes to, že do tréninkové fáze bylo zahrnuto 14 jedinců, do testovací fáze jich postoupilo pouze pět, protože jako jediné úspěšně prošly všemi čtyřmi kritérii tréninku: (1) být schopný brát si potravu z pinzety (zde experimentátoři vybrali sedm jedinců, kteří pokračovali dál), (2) spojit si tři červené



Obrázek 3 Želva *Mauremys sinensis* rozeznává větší množství červených krychlí. Převzato z Lin et al., (2021).

krychle s potravou, (3) být schopný rozeznat větší množství ze dvou nabízených podnětů a (4) pochopit asociaci mezi zvolenou oblastí, kvantitativním podnětem a následnou odměnou. Po navazujícím testování se ukázalo, že jednotlivé výkony se vcelku lišily u každého jedince, každopádně schopnost učení se s postupem času zlepšovala. Ve výsledku se ukázalo, že tyto sladkovodní želvy jsou schopné rozlišit až množství 9 ku 10 – poměr 0,9 (Lin et al., 2021). Nicméně, s narůstajícím poměrem počtu krychlí (0,2 až 0,9) byla úspěšnost správné volby nižší, což by bylo v souladu s Weberovým pravidlem.

Také suchozemské želvy zelenavé (*Testudo hermannii*) uspěly v testu spontánní volby, kdy rozlišovaly větší množství (16 jedinců) i velikost (15 jedinců) plátků rajčat v různých kombinacích (1 vs. 4, 2 vs. 4, 2 vs. 3 a 3 vs. 4; Gazzola et al., 2018). Úspěšně rozeznaly i nejvyšší poměr 0,75 – tedy 3 ku 4 kouskům rajčat. Nicméně, do této studie bylo původně zahrnuto 25 jedinců (z čehož 12 jedinců se účastnilo jak rozeznávání velikosti, tak množství), avšak důvodem, proč zbývajících šest želv nebylo v těchto úlohách testováno vůbec, již autoři nezmiňují. Obdobné výsledky s rozeznáváním poměrů byly prokázány

i v práci Soldati et al. (2017), kde navíc šest jedinců želvy uhlířské (*Geochelone carbonaria*) vybíralo potravu lepší kvality, a to i po roce a půl od naučení.

Shrnutí

Domnívám se, že ve všech třech výše zmíněných studiích želvy využívaly takzvané relativní posuzování početnosti, tedy nejméně náročnou numerickou operaci, protože pouze rozlišovaly větší množství od menšího. Z hlediska vyšších zdárně rozeznávaných poměrů byly úspěšnější želvy čínské, které rozlišovaly až do počtu 10, zatímco želvy zelenavé a uhlířské pouze do 5. Pro lepší srovnání by tedy bylo třeba i u těchto druhů otestovat vyšší číselné poměry. Potencionálně se u všech želv mohlo jednat také o subitizing, protože zvířata jsou schopná přiřazovat numerické nálepky až do počtu čtyř, nicméně tato schopnost by musela být dále ještě ověřena, jelikož nebyla doposud cíleně testována. Pro shrnutí jsou tedy želvy čínské, zelenavé i uhlířské pravděpodobně schopné jak kvantitativních, tak kvalitativních schopností, kde úspěšnost v rozeznávání odpovídá Weberovu pravidlu – tedy, že s navyšujícím se poměrem mezi dvěma hodnotami klesá správnost volby.

3.1.3. Numerické schopnosti ještěřů (Sauria)

V rámci šupinatých byli testováni ještěři (Sauria) z čeledi ještěrkovitých (Lacertidae) a scinkovitých (Scincidae).

Ještěrky italské (*Podarcis siculus*) z čeledi Lacertidae byly zapojeny ve studii Petrazzini et al. (2017) využívající test spontánní volby. Studie obsahovala dva experimenty. V prvním z nich devět z původně 12 ještěrek rozlišovalo mezi větší a menší larvou ve čtyřech různých velikostních poměrech (0,25 až 0,75), kde volily zejména větší kořist. V druhém naopak devět z 15 jedinců rozlišovalo mezi množstvím potravy, nicméně navzdory očekáváním nevybíralo větší kvantitu, což mohlo podle autorů ukazovat na omezení v kvantitativních schopnostech plazů (Petrazzini et al., 2017). Později byla tato domněnka potvrzena podobným pokusem, tentokrát však metodou tréninkových procedur se žlutými disky jako neutrálními podněty (Petrazzini et al., 2018). Zde dokázalo šest z 10 ještěrek rozlišit počty 1 vs. 4. Při dalším postupu na 2 vs. 4 však byla pouze už jediná ještěrka úspěšná, ale té se dále nepovedlo rozeznávat 2 vs. 3. Při rozlišování menšího a většího disku pak nebyl úspěšný žádný jedinec. Nicméně v přírodě může být tento deficit v učení relativní početnosti vykompenzován pomocí sociální zkušenosti. Tyto ještěrky žijící i ve skupinách totiž vykazují rychlejší přístup k prezentované potravě (Recio et al., 2021).

U čeledi scinkovitých bylo 12 jedinců egernie Stokesovy (*Egernia stokesii*) testováno v rámci testu spontánní volby s proužky mrkve (Greis et al., 2022; Szabo, Noble, McCloghry, et al., 2021). V obou studiích měli jedinci tendenci volit větší množství potravy (i v poměru 0,75), nicméně se neukázalo, že by ještěrky volily některý z velikostně rozdílných kousků mrkve častěji (Szabo, Noble, McCloghry, et al., 2021). Navzdory očekávání se také ukázalo, že jedinci prováděli buď rychlá a přesná rozhodnutí nebo naopak pomalá a špatná (Szabo, Noble, McCloghry, et al., 2021).

Shrnutí

Jedinci z obou zmíněných čeledí (ještěrkovitých i scinkovitých), kteří správně rozeznávali větší množství či velikost od menšího, pravděpodobně opět uplatňovali jednodušší numerickou schopnost

relativního posuzování početnosti a byli tedy v určité míře schopni kvantitativních schopností. Avšak jak u ještěrky italské, tak egernie Stokesovy se objevily určité problémy buď při rozlišování většího množství, pokud byly poměry nízké, anebo naopak při rozeznávání velikosti nabízených prvků. Obě tyto skutečnosti tak ukazují na určité limity v kvantitativních schopnostech šupinatých.

3.2. Prostorová orientace

Prostorové učení a následná orientace v prostoru jsou klíčovými schopnostmi, pomocí kterých jsou „plazi“ schopni se naučit a zapamatovat si umístění důležitých zdrojů ve svém okolí (Szabo, Noble, & Whiting, 2021b), případně nalézt cestu zpět do domovského okrsku („homing“) či na místa kladení vajec (Freedberg et al., 2005; Owens et al., 1986), nebo při dalších migracích (Russell et al., 2005; Southwood & Avens, 2010). Z těchto důvodů je proto prostorová orientace označována za podstatnou složku ovlivňující fitness každého jedince (Fu et al., 2017; Hollender et al., 2022; Noble et al., 2012; Stuchlík, 2003).

Za centrum prostorové orientace je u ptáků a savců považován *hippocampus* (O'Keefe & Dostrovsky, 1971), ale u „plazů“ je této oblasti funkčně homologická nejen mediální část, ale i dorsální část pallia a koncového mozku (Day et al., 2001). Nicméně stanovení homologie na základě vnitřní struktury hipokampu (mediálního kortexu) je v rámci linií vedoucím k „plazům“, ptákům a želvám složitější. Vnitřní organizace u linie Lepidosauria (zahrnující ještěry, hady a hatérie) se liší od stavby hipokampu u linie Archosauria (tedy ptáků a krokodýlů), vůči které mají podobnou strukturu i želvy. Funkce v rámci prostorové kognice je však zřejmě obdobná i přes rozdílnou vnitřní strukturní organizaci hipokampu (Striedter, 2016).

Prostorové učení, konkrétně prostorová kognice, je jednou z poměrně častěji studovaných kognitivních úloh ve spojitosti s „plazy“. Na klíčová slova spojená s tímto tématem (například spatial learning and reptiles, spatial cognition and lizard nebo antipredatory task and turtle) se podařilo dohledat celkem 51 relevantních publikací, z čehož se jich poté 38 věnuje šupinatým (33 ještěrům a 5 hadům), 11 želvám a 2 krokodýlům.

Nicméně přístupy (jednotlivé testy a úlohy), kterými je oblast prostorové kognice u „plazů“ zkoumána, jsou poměrně různorodé. Některé práce využívají různých bludišť – radiální osmiramenné (Mueller-Paul et al., 2012; Wilkinson et al., 2007), tvaru Y (Kirkish et al., 1979), tvaru T (respektive čtyřramenné; López et al., 2000), Barnesovo bludiště (LaDage et al., 2012) či Morrisovo vodní bludiště (Foà et al., 2009), zatímco další testují v kruhových arénách (Stone et al., 2000) či arénách tvaru kvádru, například s různě rozmístěnými cílovými úkryty (Paulissen, 2008). Právě možnost se schovat do úkrytu jako součást antipredačního chování je poměrně často užívanou motivací (Batabyal & Thaker, 2019; De Meester, Pafilis, Vasilakis, et al., 2022; Holtzman et al., 1999). Z toho důvodu se s úlohami o prostorové kognici můžeme někdy setkat pod označením „antipredační úlohy“ (Munch, Noble, Botterill-James, et al., 2018). Další využívanou motivací poté bývá potrava (López et al., 2000; Mueller-Paul et al., 2012) a ojedinele i vyhřívání kameny (Day et al., 1999, 2001).

3.2.1. Typy prostorové orientace

Prostorovou orientaci je možné rozdělit hned do dvou kategorií. První z nich je orientace podle geografického měřítka, zatímco druhou poté orientace na základě zdroje, odkud přicházejí přijímané podněty využitě k navigaci (Stuchlík, 2003). Obě tyto kategorie budou níže stručně popsány. Větší prostor však bude poté věnován již jednotlivým typům testovaných kognitivních úloh pro jednotlivé subtypy prostorové orientace, kde je velká pozornost věnována podnětům využívaných „plazy“ k různým typům navigace. Pro další výklad je třeba rozlišit i termín orientace (zvíře určuje a zvědomuje, kde se samo v prostoru nachází) a navigace (směřování k viditelnému či skrytému cíli; Gallistel, 1989).

3.2.1.1. Orientace podle geografického měřítka

Dle geografického měřítka je orientace dělena na dva typy podle vzdálenosti, ve které se živočich pohybuje, či jinak řečeno, podle velikosti prostoru, v jakém se živočich orientuje:

- *Geografická orientace* je využívána na velké zeměpisné vzdálenosti (Stuchlík, 2003). Uplatňuje se například při migraci mořských želv (Lohmann, 1991) a ptáků (Michalik et al., 2014).
- *Topografická orientace* se oproti tomu týká navigace na krátké vzdálenosti, konkrétně v rámci habitatu daného živočicha (Stuchlík, 2003).

Živočichové uplatňují při těchto orientacích řadu různých systémů. Mezi navigační systémy, aplikované zejména na velké vzdálenosti, lze zařadit navigaci pomocí různých charakteristik magnetického pole (Avens & Lohmann, 2003; Lohmann, 1991) či nebeských těles a jejich záření, jako je polarizované světlo a či použití slunečního či hvězdného kompasu (Foà et al., 2009; Michalik et al., 2014). Pro orientaci v okolním prostoru poté živočichové využívají různých „značek“, které mohou být viditelné, a to ať jde o značky blízké (lokální) či vzdálenější (distální). Pro „plazy“ a řadu dalších živočichů jsou však takovými značkami i značky olfaktorické (López et al., 2000; Wilkinson et al., 2007), které mohou například u hadů značit cestu k sexuálnímu partnerovi (Stone et al., 2000). U ještěřů mohou sloužit k rozpoznání přítomnosti predátora (Landová et al., 2016).

3.2.1.1.1. Bikoordinátní mapa u mořských želv

Ve spojitosti s geografickou orientací, konkrétně migrací na velké vzdálenosti, a mořskými želvami je poté nejkompexnější kognitivní schopností navigace pomocí takzvané bikoordinátní mapy využívající specifík magnetického pole Země (Lohmann & Lohmann, 1996b). Při této orientaci musí být jedinec schopný vnímat alespoň dvě specifika magnetického pole, která se liší napříč celým zemským povrchem (Lohmann & Lohmann, 1996a, 1996b). Tato mapa stojí na rozeznávání intenzity a také inklinace, jejichž kombinace jsou na různých místech specifické – oblasti se stejnou intenzitou se poté nazývají isokliny, zatímco místa se stejnou inklinací isodynamy (Lohmann & Lohmann, 1996b). Nicméně bikoordinátní mapa není jediným způsobem, pomocí kterého želvy migrují, jelikož i při narušení vnímání magnetismu pomocí šesti magnetů umístěných na hlavě a krunýři se dokázaly karety obrovské (*Chelonia mydas*) navrátit do původní destinace (Papi et al., 2000).

3.2.1.2. Orientace podle původu přijímaných informací k navigaci

3.2.1.2.1. Egocentrická a allocentrická navigace

Oba typy této orientace je možné vysvětlit dvěma způsoby, přičemž první z nich se zaměřuje na vysvětlení navigace podle subjektivně vnímané pozice jedince vzhledem k okolním prvkům. Zvíře vnímá a interpretuje prostorové vztahy mezi nimi vzhledem ke své vlastní pozici, nikoliv absolutně. Vztahování všech dostupných prvků v prostoru vzhledem k vlastní pozici je tedy centrální charakteristikou *egocentrické orientace* (Moghaddam & Bures, 1996). Nevýhodou takového typu navigace je nutnost zapamatování si cesty k cíli i zpět. Egocentrická orientace je jeden z jednodušších typů navigace.

Ve spojitosti s *egocentrickou orientací* je zmiňováno učení pomocí jedné klíčové značky (*cue learning* či *guidance*), kdy se jedinec orientuje a nachází cíl na základě určitého orientačního bodu (López et al., 2000, 2003). Určení polohy pomocí jedné význačné značky je zase jednoduchým typem prostorové orientace, který je třeba odlišit od jejich kognitivně náročnějších forem (např. navigace allothetické).

Při složitějším typu, *allocentrické orientaci*, pak jedinec posuzuje absolutní vzájemné prostorové vztahy okolních prvků bez ohledu na vlastní pozici (López et al., 2003; Moghaddam & Bures, 1996).

3.2.1.2.2. Idiothetická a allothetická orientace

Druhé možné vysvětlení těchto pojmů se zakládá na zdroji, odkud signály, pomocí kterých živočich určuje svou polohu, přicházejí, a na sensorických modalitách, které pro vnímání těchto signálů živočich používá. U *idiothetické orientace* se živočich orientuje podle vnitřních signálů (z vestibulárního orgánu) utvářených během pohybu, podle vzdálenosti, kterou ujde a úhlu, o který se otočí (Moghaddam & Bures, 1996; Stuchlík, 2003). Jak shrnuje Stepankova et al. (2003), tyto signály jsou tedy přijímány přes vestibulární orgán či mechanoreceptory a slouží k registraci vlastní polohy, změn směru a únavy.

Při *allothetické orientaci* se však jedinec pohybuje na základě informací přicházejících z okolí – například vizuálních, olfaktorických, akustických (Stuchlík, 2003). U tohoto typu orientace jsou informace získávány z okolí a vnímání prostorových vztahů mezi vícero značkami je zde absolutní. Zvíře vnímá absolutní vzdálenost mezi sebou a prvkem v prostoru či mezi prvky samotnými (Stuchlík, 2003). Pro allothetickou orientaci musí zvíře využívat vícero značek, a tedy nejen jednu. Výhodou je, že ztráta jedné ze značek nevede ke kompletní ztrátě orientace (López et al., 2000). Za speciální typ prostorových značek, můžeme označit i vnímání geometrie prostoru, která je obvykle testována pomocí změn tvaru arény (Sotelo et al., 2020). Tento typ orientace hojně využívají jak ptáci (Batty et al., 2009; Chiandetti & Vallortigara, 2008, 2010), tak i někteří „plazi“ (Kundey, 2021).

V souvislosti s prostorovým učením a na základě informací získaných při allothetické i idiothetické navigaci je ještě zmiňován termín *kognitivní mapa* (Mueller-Paul et al., 2012). Kognitivní mapa představuje takzvanou mentální reprezentaci prostředí vytvořenou v mysli daného jedince, pomocí které se pak živočich dokáže v prostředí orientovat (Jacobs, 2003; Tolman, 1948). Existence kognitivní mapy byla u člověka i u hlodavců podpořena i řadou neurobiologických studií (Eichenbaum, 2017; Parra-Barrero et al., 2023; Zhu et al., 2013). Mentální reprezentace prostoru jako jakési „mapy“, které může živočich využít k plánování nových cest či zkratk (Wiltschko & Wiltschko, 2022) a jedná se o jednu z nejkomplexnějších, a tedy nejsložitějších prostorových kognitivních schopností.

Řadu výše zmíněných typů kognitivních schopností najdeme napříč celou živočišnou říší, ale často je přiřazení testovaného typu kognice podle použitého designu a značek výsledkem reinterpretace publikovaných dat, protože autoři se na toto téma příliš sami nezaměřují. Často lze také u jednotlivých prací usuzovat na vícero typů kognice, které mohou vést k prokázání schopnosti prostorové orientace. V některých pracích pak nelze rozhodnout, který typ je pro plazy důležitější.

3.2.2. Prostorové učení v rámci topografické orientace u želv (Testudines)

Schopnost prostorového učení u želv byla testována u třech čeledí a to batagurových (Geoemydidae), želvovitých (Testudinidae) a emydovitých (Emydidae).

3.2.2.1. Prostorové schopnosti suchozemských želv

Z čeledi želvovitých byla jedna želva uhlířská (*Geochelone carbonaria*) testována v osmiramenném bludišti, kde měla za úkol navštívit všech osm ramen (Wilkinson et al., 2007). Za celou dobu želva nenavštívila právě opuštěné rameno opakovaně, přičemž bylo také ověřeno, že její chování nebylo ovlivněno vůní potravy či pronásledováním vlastního pachu. Na tuto studii pak navázala další podobná práce (Wilkinson et al., 2009), kde byl však tento pokus rozdělen na dvě části. V experimentu 1, bylo bludiště obklopeno černou záclonou, na které byly pravidelně umístěné geometrické značky potencionálně napomáhající želvě v orientaci. Nicméně těchto nápověd pravděpodobně nebylo dostatek, a tak si želva adaptovala takzvanou „turn-by-one-arm“ strategii. Když se však v experimentu 2 dala záclona kompletně pryč, a želva tak měla k dispozici mnoho vizuálních nápověd z okolního prostředí, původní strategii uplatňovala čím dál tím méně. Ve výsledku se tedy ukázalo, že chování této želvy bylo poměrně flexibilní a v závislosti na dostupnosti nápověd z okolí se měnilo. Toto vedlo autory (Wilkinson et al., 2009) k závěru, že když je v okolí nedostatek vizuálních nápověd, využívají želvy k orientaci spíše jednoduchou, ale zato efektivní strategii. Když je pak orientačních prvků dostupných více, je navigační strategie upravena proto, že želva může využívat těchto nápověd. K podobným závěrům pak dospěli i autoři v práci od Mueller-Paul et al. (2012), kdy jedna želva ze čtyř při nedostupnosti okolních nápověd začala využívat stejnou otáčecí strategii „turn-by-one arm“. Nicméně zde se objevily a střídaly v průběhu různých fází experimentu i další preferované strategie (jako například „turn-by-two“), čímž se potvrdilo, že želvy uhlířské jsou ve svém chování vcelku flexibilní.

Shrnutí

Z dostupných prací zmíněných výše se domnívám, že suchozemské želvy uhlířské využívaly v osmiramenném bludišti preferenčně jednodušší a pravděpodobně alternativní orientační strategie (takzvanou „turn by one arm“ či „turn by two“) a to zejména kvůli nedostatku okolních vizuálních nápověd. Při těchto strategiích si želvy musely uvědomovat, o jaký úhel se zrovna otočily, a tak mohly potencionálně aplikovat idiothetickou orientaci. Také vzhledem k tomu, že v práci od Wilkinson et al. (2007) nenavštívila želva žádné rameno opakovaně, a tedy si musela zapamatovat cestu k cíli a zpět, mohlo také dojít k užití egocentrické orientace. Avšak na toto téma nebyla ani jedna ze zmíněných prací zaměřena. Nicméně želvy uhlířské se ve využívaných strategiích ukázaly jako poměrně flexibilní, jelikož při možnosti využití

vizuálních návodů byly schopné i složitějších prostorových kognitivních schopností, jako je allocentrická orientace.

3.2.2.2. Prostorové schopnosti vodních želv

V rámci batagurovitých se 17 jedinců želvy Reevesovy (*Chinemys reevesii*) učilo vyšplhat po rampě na jejíchž stranách byly dvojice padací dveře (Nomura & Gunji, 2000). Pro každou želvu bylo náhodně zvoleno, která z cest, zda napravo či nalevo, je pro ni správná, a která naopak povede k propadnutí dolů. Dohromady se povedlo 10 z 17 želv naučit šplhat po správné straně a dosáhnout tak požadovaného kritéria pro naučení (100% úspěšnost v rámci jednoho dne, či v rámci dvou dnů alespoň 80% úspěšnost) během celkem devíti dnů tréninků. V další části, kdy už bylo potřeba vyšplhat definitivně až nahoru a nic ostatního nebylo počítáno jako správný pokus, se povedlo při stejném kritériu jako u první části experimentu dosáhnout pouze pěti jedincům z osmi, kteří se této části zúčastnili. Z jakého důvodu zde nebyly zbývající dva úspěšní jedinci z první části zařazeni, autoři nezmiňují.

Poslední zde zmíněná studie byla zaměřena na želvy nádherné (*Trachemys scripta*) z čeledi emydovitých (López et al., 2000). V tomto experimentu bylo 24 jedinců rozděleno do tří skupin podle toho, co jim následně pomáhalo v orientaci napříč čtyřramenným bludištěm (po většinu času byla přístupná pouze tři ramena, jelikož v prvním měla želva počáteční pozici a rameno naproti bylo uzavřeno). V tomto bludišti měly želvy za cíl zvolit rameno, na jehož cíli se nacházela potrava, a následně se naučit toto rameno navštěvovat. U první skupiny želv (tzv. „*place procedure*“) měli jedinci k dispozici pouze distální nápovědy z okolní místnosti. U těchto nápověd se následně ukázalo, že je někteří k orientaci využívali, protože při obklopení celého bludiště černým závěsem dokázala najít správné rameno necelá polovina želv, přičemž při zakrytí pouze poloviny bludiště našlo správný cíl již 71 až 77 % procent jedinců. Při rotaci bludiště či změně počáteční pozice pak byla většina želv (60 až 74 %) stále schopná najít cílové rameno, a tedy musely využívat jinou než strategii odbočení vpravo či vlevo. U druhé skupiny jedinců („*cue procedure*“) byl vždy na konci ramene s odměnou umístěn červený panel, kterého želvy posléze využívaly jako lokální nápovědy. Při obklopení celého či pouze poloviny bludiště černým závěsem se úspěšnost želv nijak výrazně nezměnila. Při následných rotacích či změně počáteční pozice stále volila správné rameno nadpoloviční většina jedinců (65 až 87 %), ale jejich výkony pak narušilo odstranění červeného panelu.

Želvy nádherné však byly také schopné využívat i složitější orientaci v aréně nabízející čtyři různé platformy (z nichž pouze jedna byla správná), jelikož i přes absenci specifických okolních nápověd jedinci našli správný cíl (López et al., 2003). Autoři zde navrhují, že želvy v tu chvíli možná využívali orientaci na způsob kognitivní mapy.

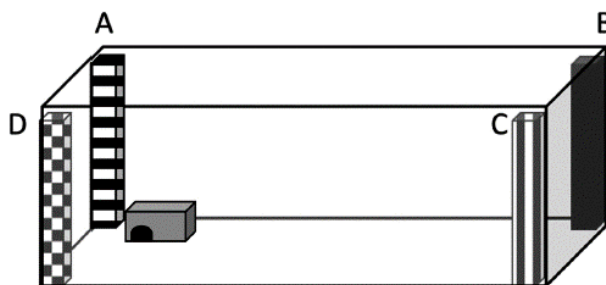
Shrnutí

Vodní želvy jsou schopné se naučit prostorově rozlišovat pravou a levou stranu a stejně tak se orientovat pomocí lokální značky, přičemž pravděpodobně využívaly egocentrickou orientaci zahrnující „*cue learning*“. Z celkového pohledu byly želvy přizpůsobivé v typech využívaných strategií a v případě potřeby byly schopné na topografické škále aplikovat i složitější allocentrickou, idiothetickou i allothetickou orientaci včetně kognitivní mapy.

3.2.3. Prostorové učení v rámci topografické orientace u ještěřů (Sauria)

U ještěřů byla sledována schopnost prostorové orientace u poměrně mnoha čeledí. Mezi tyto čeledi patřili scinkovití (Scincidae), ještěrkovití (Lacertidae), ropušníkovití (Phrynosomatidae), tejovití (Teiidae), agamovití (Agamidae), gekončikovití (Eublepharidae) a pagekonovití (Diplodactylidae), přičemž nejčastěji se objevovaly právě první dvě zmíněné.

V poměrně nové studii od Kundery (2021) byli gekončici noční (*Eublepharis macularius*) testováni na orientaci v prostoru na základě geometrických (tvar arény a její rohy) či „rysových“ informací (různě vzorované sloupky v každém rohu, viz Obrázek 4). Každému jedinci byl přiřazen konkrétní cílový roh s patřičným sloupkem. Pozice těchto sloupků a správných rohů zůstávala pro daného jedince stejná, nicméně se měnila napříč skupinou. Po tréninkové fázi následovaly dva testy



Obrázek 4 Obdélníková aréna s čtyřmi různě vzorovanými sloupky, v níž byli testováni gekončici noční (*Eublepharis macularius*). Úkryt je zobrazen pro správné řešení jedince s přiřazeným cílovým sloupkem A. Sloupky A s C a B s D jsou geometricky identické, nicméně každý sloupek má jiné „rysové“ vlastnosti kvůli vzorování. Převzato z Kundery (2021).

ověřující, které z vodítek (geometrické či „rysové“) bylo do orientace gekončiků zapojeno. V prvním z nich byly odstraněny sloupky a v případě, že by jedinci užívali geometrickou informaci, zvolili by správný roh či jeho protilehlý ekvivalent. V tomto bylo úspěšných celkem 11 z 12 jedinců (šest zvolilo správný roh, pět jeho ekvivalent). V druhém z testů byla změněna pozice sloupků, přičemž jejich novou pozici správně určili pouze dva gekončici. Zbývající se orientovali podle původní geometrické informace jako v předchozím testu. Ve výsledku se tedy ukázalo, že gekončici upřednostňovali geometrickou informaci před informací o vlastnosti sloupku, i přes to, že zejména ta byla v tréninkové fázi odměňována.

Ještěři však nebyli testováni jen v kruhových či obdélníkových arénách, ale také v Morrisově vodním bludišti, kde se do studie od Foà et al. (2009) zapojily ještěrky italské (*Podarcis siculus*). Bludiště bylo obklopeno vysokou stěnou, aby se ještěrky nemohly orientovat podle okolních prvků, nicméně byla viditelná obloha. Každý jedinec byl vždy umístěn doprostřed arény a ideálně musel doplavat na cílovou platformu ukrytou těsně pod hladinou vody tak, aby nebyla vidět. Po nalezení cíle byla voda vypuštěna. V pilotní studii splnilo kritérium osm z 15 ještěrek, přičemž tyto se dokázaly dostat na cílovou platformu i sedm dní od posledního tréninku. Návazně byla testována nová skupina ještěrek s posunutým časovým rámcem, a tedy světelnými podmínkami v ubytovacích prostorech (o šest hodin napřed či pozadu, 14 jedinců). Tito jedinci se v aréně orientovali výrazně jinam než kontrolní skupina s klasickými světelnými podmínkami (8 jedinců). Ukázalo se tedy, že ještěrky italské jsou schopné se naučit pozici uschované platformy a že jejich orientace je podmíněna slunečním kompasem (s přispěním parietálního oka).

Nicméně nejčastější formou testování schopnosti prostorové orientace u ještěřů je pomocí dvou úkrytů, mezi kterými musí jedinci rozlišit ten správný – ať už na základě pozice vpravo/vlevo, odlišné barvy či jiných vizuálních nápověd (například Abayarathna & Webb, 2020; Batabyal & Thaker, 2019; Noble et al., 2012). V těchto úlohách se nejčastěji využívá takzvané Y či T bludiště, někdy ale také aréna tvaru obdélníku, která může obsahovat i tři až čtyři potenciaální úkryty (Beltrán et al., 2020; Font, 2019).

Z celkového pohledu jsou ještěři v těchto úlohách poměrně úspěšní a většinou se jich úlohu naučí více než polovina, nicméně u každé studie velmi záleží na počtu studovaných jedinců, nastavených kritériích i sledovaných faktorech, jelikož ne všechny jsou dostatečně srovnatelné – například 139 testovaných jedinců (De Meester, Pafilis, Vasilakis, et al., 2022) oproti pěti (Kirkish et al., 1979).

Shrnutí

Ještěři byli schopní se v různých typech arén orientovat pomocí jednodušší egocentrické orientace (například konkrétní vizuální značky, tedy „cue learning“), případně i podle složitější allocentrické aplikované při orientaci na základě geometrické informace (Kundey, 2021). V Morrisově bludišti poté ještěrky prokázaly schopnost navigace na základě slunečního kompasu. Nicméně z obecnějšího pohledu je u ještěrů také možné zapojení allothetické orientace podle vizuálních značek nacházejících se v rámci arény či více distálně v okolí (například Abayarathna & Webb, 2020), nebo idiothetické orientace při registraci úhlu, o který se ještěrka otočila. Případně je možná orientace i podle tepelného gradientu, jak naznačuje práce Day et al. (1999, 2001) využívající jako cílové místo vyhřívaný kámen.

3.2.4. Prostorové učení v rámci topografické orientace u hadů (Serpentes)

Užovkovití (Colubridae), krajty (Pythonidae) a zmijovití (Viperidae) byli jedinými čeleděmi testovanými na prostorové učení u hadů.

Z první zmíněné čeledi byly užovky červené (*Pantherophis guttatus*) testovány v kruhové aréně rozdělené na čtyři kvadranty, z nichž každý obsahoval dva otvory (Holtzman et al., 1999). Z celkem osmi otvorů byl však vždy přístupný pouze jeden, který měly užovky za cíl najít (schovat se) a naučit se jeho pozici. Aréna byla obklopena černým závěsem a dovnitř byla také umístěna bílá karta sloužící jako orientační bod. Aby se předešlo nežádoucím olfaktorickým nápovědám, byla vždy aréna umyta. Jedinci byli rozděleni do čtyř skupin, přičemž každá skupina měla cílovou skrýš i bílou kartu umístěnou na jiné pozici. Z celkem 17 trénovaných užovek se všechny naučily vyhledávat správný otvor. Během čtyř dnů po čtyřech pokusech se s postupem času snižovala chybovost, ale i doba a stejně tak vzdálenost, než se užovka schovala (Holtzman et al., 1999). V další studii byly krajty (*Anteresia maculosus*) zapojeny do podobného experimentu (Stone et al., 2000) s tím rozdílem, že v aréně se nacházela červená karta a podlaha byla v každém kvadrantu různým způsobem pruhovaná. Během osmi dnů po čtyřech pokusech se polovina z 12 jedinců naučila vyhledávat správný otvor. Neúspěšnost ostatních šesti krajt mohla být podle autorů způsobena nedostatečnou motivací. Když však byla při další části experimentu červená karta o 90 ° rotována, uspěla již jen jedna krajta. Při rotaci arény o 90 ° spolu se zachováním pozice karty, a poté i při současné rotaci arény i karty byli úspěšní tři jedinci. Nicméně během úplného odstranění karty pak dokázalo správný otvor najít pět ze šesti krajt. V poslední části při rotaci černého vzorování podlahy dokázal pouze jeden jedinec přeorientovat svou odpověď. Celkové výsledky tedy ukázaly, že oproti studii Holtzmana et al., (1999) zde docházelo jen k postupnému snižování uražené vzdálenosti k cílovému otvoru a nikoli k nižší chybovosti a kratší latenci. Ukázalo se také, že nebyla jednotně užívána žádná z okolních nápověd, a že jedinci využívali i jiné vnitro-arénové nápovědy – například černé pruhování podlahy (Stone et al., 2000).

Poslední práce (Friesen, 2017) byla zaměřena na ploskolebce vodního (*Agkistrodon piscivorus*) a rozdělena celkem na tři experimenty, přičemž právě první a třetí z nich byly zaměřeny na prostorovou

orientaci a druhý na diskriminaci. V prvním experimentu se 14 jedinců učilo nacházet jeden ze čtyř objektů, kde pouze jeden sloužil jako úkryt. V kruhové aréně se zároveň na stěně nacházela bílá karta. Během čtyř dnů testování se postupně snižovala latence vyhledání cílového úkrytu a stejně tak i průměrná vzdálenost k němu uražená, tudíž se jedinci danou úlohu pravděpodobně naučili. Výsledky také naznačily, že správnou lokaci úkrytu si jedinci osvojili již první den, jelikož latence se v průběhu dalších tří dní od sebe příliš nelišila. Celkem 16 jedinců se poté v experimentu 3 učilo rozeznávat požadovanou misku s vodou od nesprávné na základě přítomnosti červené karty. Ve výsledku se správnou miskou naučilo rozlišit 14 jedinců.

Shrnutí

Jak užovky, krajty, tak zmije byly poměrně úspěšné v řešení úloh zaměřených na prostorovou orientaci, jelikož v každé ze tří zmíněných prací se minimálně polovina jedinců naučila testovanou úlohu či alespoň jednu z jejích částí, bylo-li jich více. Nicméně žádná z těchto prací však nebyla přímo zaměřena na typy orientace. I přes to se však ve všech arénách (Friesen, 2017; Holtzman et al., 1999; Stone et al., 2000) nacházela jedna barevně odlišená karta (červená či bílá) sloužící jako orientační bod, z čehož lze usuzovat, že jedinci využívali pro navigaci cue learning, a tedy jednodušší formu navigačních strategií – egocentrickou orientaci. Avšak v případě práce od Stoneové et al. (2000) se objevili také jedinci schopní najít cílový otvor i při změněných podmínkách (rotace arény, odebrání pomocné karty, rotace podkladu). Mohli tak aplikovat i jiné alternativní strategie, kterou je například allothetická orientace, případně se orientovat taktilně pomocí páskování podlahy.

3.2.5. Prostorové učení v rámci topografické orientace krokodýlů (Crocodylia)

Na prostorovou orientaci bylo osm aligátorů severoamerických (*Alligator mississippiensis*) testováno v aréně se dvěma cílovými vodními nádržemi v klecích, kde vždy byla pouze jedna z nich správná, jelikož druhá nebyla přístupná (Davidson, 1966). Motivací odejít z výchozího prostoru bylo přílišné horko, kvůli kterému byli jedinci nuceni se přemístit do jedné z vodních nádrží. Pro to, aby aligátoři byli považováni za naučené, museli splnit tři kritéria: (1) uspět v 10 po sobě jdoucích pokusech, ve kterých průměr prvního a druhého bloku pěti pokusů spadl do 5 % průměru 10 pokusů; (2) reagovat do 90 sekund v každém pokusu a (3) mít osm a více odpovědí na preferovanou stranu. Všechny osm jedinců dosáhlo kritéria a naučilo se tak správně rozlišovat požadovanou klec. Následně podstoupili reverzi (viz kapitola 3.4.4.). Podobně pozitivních výsledků dosáhli i další čtyři aligátoři severoameričtí a tři krokodýli američtí (*Crocodylus acutus*) v úloze na rozlišování pravého a levého tlačítka (Gossette & Hombach, 1969).

Shrnutí

Aligátoři severoameričtí (*Alligator mississippiensis*) se dokázali správně navigovat do cílové nádrže nejspíš pomocí jednodušší egocentrické orientace, a to pomocí jedné význačné značky („cue learning“), kterou byla přepážka oddělující cestu k cílovým klecím. Tento druh aligátorů a dále i krokodýli američtí byli schopni odlišit také pravé od levého tlačítka a naopak, pravděpodobně opět pomocí stejné strategie. Další typy orientace bohužel nebyly doposud u krokodýlů (Crocodylia) testovány, a tak nelze říct, zda jsou schopni pouze této kognitivně jednodušší orientační strategie nebo i těch komplexnějších.

3.3. Vizualní diskriminace

V běžném životě je pro každého živočicha potřebné, aby byl schopen rozlišovat mezi různými druhy stimulů, se kterými se ve svém okolí setkává (Shettleworth, 2010) – ať už se jedná o jedlou a nejedlou potravu, nebo například příslušníka vlastního a jiného druhu. Vizualní diskriminace je základní a taxonomicky široce rozšířenou kognitivní schopností (Shettleworth, 2010; Szabo, Noble, & Whiting, 2021b; Wilkinson & Huber, 2012). „Plazi“ mají ve svém oku obvykle čtyři druhy čípků a jsou tedy schopni tetrachromatického vidění, s absorpčními maximy v červeném, zeleném, modrém a ultrafialovém spektru (Bowmaker, 1998). Navíc dokážou stejně jako ostatní skupiny živočichů rozlišovat podněty i olfaktoricky (Chiszar et al., 1999; Semhan et al., 2010).

Zraková diskriminace je u „plazů“ nejčastěji testována právě na rozlišování mezi různými barvami (mezi jejich odstíny, případně intenzitou světla) nebo vzory, většinou prezentovanými na kartičkách, zdech boxu či miskách s potravou. V pre-trénincích je zároveň často využíváno klasické nebo operantní podmiňování (kapitola 3.7.). Dále je pak v mnoha případech navázáno reverzí naučených podnětů (viz následující kapitola 3.4.).

Vizualní diskriminační učení je vůbec nejčastěji testovanou kognitivní úlohou u „plazů“. Celkem bylo dohledáno 64 dostupných prací. Z těchto se 26 věnuje želvám (Testudines), 35 ještěřům (Sauria), dvě hadům (Serpentes) a jedna hatériím (Rhynchocephalia). Vzhledem k velkému množství nalezených relevantních prací na toto téma jsou níže u taxonu želv i šupinatých uvedeny pouze některé příklady daných experimentů. Vzhledem k podobným výsledkům u uvedených taxonů v diskriminačních úlohách je společně shrnutí zahrnuto na konci této kapitoly 3.3.

3.3.1. Diskriminační učení u želv (Testudines)

Želvy testované na zrakovou diskriminaci byly z čeledi emydovitých (Emydidae), želvovitých (Testudinidae), batagurovitých (Geoemydidae), karetovitých (Cheloniidae) a terekovitých (Podocnemididae).

Pět samic želvy uhlířské (*Chelonoidis carbonarius*) bylo zapojeno do experimentu testujícího diskriminaci mezi dvěma vizualními značkami v Y bludišti (Bridgeman & Tattersall, 2019). Všechny samice se úspěšně naučily v pre-tréninku během 58 pokusů rozeznávat červený kříž a béžový trojúhelník, a následně i v tréninku poté světle modrou hvězdu od tmavě hnědé šipky nebo v druhém případě tmavě modrý čtverec od fialového kolečka. Poté následovala reverze, která je shrnuta v kapitole 3.4.2. Stejný druh želv byl poté testován i na diskriminaci mezi jedlým objektem a jeho fotografií (Wilkinson et al., 2013). To se ale ukázalo jako složité, jelikož reálný objekt zvolily pouze v 54-59 % případů (více při využití odměny).

Poměrně hojně byly želvy také testovány na zrakovou diskriminaci mezi různými barvami – nejčastěji mezi černou a bílou (případně i šedou) prezentovanými obvykle na zdi boxu, lahvích či špachtlích. V případě boxu zvládl jeden samec želvy karolínské (*Terrapene carolina*; Brosigole, 1976), 24 želv nádherných (*Trachemys scripta*; Wise & Gallagher, 1964) i čtyři z pěti želv ozdobných (*Chrysemys picta*; Casteel, 1911) správně rozlišovat černou stěnu od bílé. U lahví byly obdobné výsledky prokázány u dvou želv Nelsonových (*Pseudemys nelsoni*) a tří ze čtyř želv nádherných (Davis & Burghardt, 2012), které si princip úlohy pamatovaly i po 3,5 měsících. V případě špachtlí bylo navíc u dvou samců želvy karolínské

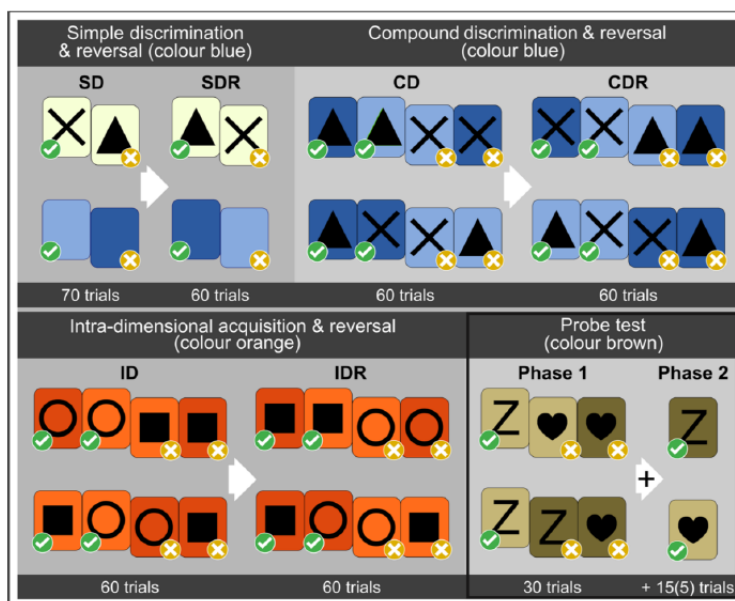
(*Terrapene carolina*) v pozdějších fázích dokázáno rozlišování na světlejší versus tmavší barvu (kromě černé, bílé a šedivé také u odstínů modré a zelené).

V rámci diskriminace horizontálních a vertikálních proužků dosahovaly želvy ozdobné (*Chrysemys picta*) také poměrně dobrých výsledků, a to i přes některá poškození centrální nervové soustavy (například léze dorzální, mediální nebo bazální kůry; Blau & Powers, 1989; Grisham & Powers, 1989; Reiner & Powers, 1983), které však většinou navýšily potřebný počet tréninků. Nicméně bilaterální léze v dorzálním thalamu či bazálním telencephalonu ovlivnily chování želv natolik, že se poté znovu úlohu již nenaučily (Reiner & Powers, 1980). Dvě želvy ozdobné (avšak z původních 15, které byly buď ze studie vyloučeny nebo jejich výsledky nebyly uvedeny) navíc úspěšně rozlišovaly mezi různě širokými proužky (Casteel, 1911), více viz kapitola 3.7.1.

3.3.2. Diskriminační učení u ještěřů (Sauria)

Úlohy zaměřené na vizuální diskriminaci byly nejčastěji testovány u čeledi scinkovitých (Scincidae) a dále také u ještěřkovitých (Lacertidae), varanovitých (Varanidae), tejoyitých (Teiidae), leguánovitých (Iguanidae), gekončíkovitých (Eublepharidae), agamovitých (Agamidae), pagekonů (Diplodactylidae), čeledi Anolidae (de Queiroz, 2022) a Tropicuridae.

Podobně, jako tomu bylo u želv zmíněných výše, je i u ještěřů velmi často testována schopnost rozlišovat barvy, avšak zejména pomocí různě barevných misek, víček či dvou karet. Z čeledi scinkovitých bylo 15 scinků *Eulamprus quoyii* testováno na diskriminaci mezi modrým a zlatým víčkem, kdy pod prvním z nich byla ukryta potrava. I když byli tyto jedinci na základě předchozího experimentu o prostorové orientaci (Carazo et al., 2014) rozděleni na „učící se“ a „neučící se“, ve výsledku si obě skupiny vedly podobně, a kromě tří jedinců se všichni naučili správně volit modré víčko. Při záměně zlatého víčka za bílé byly obdobně kladné výsledky u stejného druhu dokázány i v práci Kar et al. (2017) či Noble et al. (2014) nebo dále například u ještěrky portugalské (*Podarcis bocagei*), italské (*Podarcis siculus*; Damas-Moreira et al., 2018) a egernie (*Egernia striolata*; Riley et al., 2018). Ještěři jsou dále schopni vědomě rozpoznat i další barvy jako je oranžová a zelená (*Calotes versicolor*; Shanbhag et al., 2010) nebo navíc i žlutá a šedá (*Podarcis muralis*; Pérez i de Lanuza et al., 2018). Nicméně toto dle autorů Munch, Noble, Botterill-James, et al. (2018) neplatí pro dalšího scinka *Liopholis whitii*. Zde se totiž více než 70 jedinců s postupem času výrazně nezlepšovalo v diskriminaci mezi dvěma barevnými bloky. To však mohlo být



Obrázek 5 Stimuly prezentované pro diskriminaci a následnou reverzi mezi vzorem či barvou a pozdější fáze se složenými podněty a intradimenziální akvizicí. Převzato z Szabo, Noble, & Whiting (2021a). SD = jednoduchá diskriminace, SDR = reverze jednoduché diskriminace, CD = složená diskriminace, CDR = reverze složené diskriminace, ID = intradimenziální diskriminace, IDR = reverze intradimenziální diskriminace

způsobeno spíše schopností se rozhodovat než se učit, a případně také kvůli různým podmínkám s množstvím potravy v pre i postnatálním období.

Egernie Stokesovy (*Egernia stokesii*) byly dále testovány kromě rozlišování světlé a tmavší barvy i na diskriminaci dvou vzorů (Obrázek 5) a následné vícero složených stimulů (Szabo, Noble, & Whiting, 2021a). V první fázi v jednoduché diskriminaci uspělo 12 z 22 jedinců (původně z 24, avšak dva byly vyřazeny kvůli nízké motivaci), v následné reverzi poté osm z těchto 12. V navazující diskriminaci složených podnětů (dvě dvojice stimulů) dosáhlo kritéria již jen šest jedinců a pouze jeden uspěl v následné reverzi a intradimenzionální akvizici s novými barvami a tvary. V další reverzi však již neuspěl. Oproti předešlým studiím s tilikvou australskou (*Tiliqua scincoides scincoides*; Szabo et al., 2019) a egernií *Egernia striolata* (Szabo et al., 2018) zde byl výrazný pokles úspěšnosti. Tito ještěři ale prokázali, že jsou schopni se naučit rozlišovat objekty na základě vizuálních nápověd, a že jsou schopni reverzního učení (viz kapitola 3.4.2.). Obecně v pozdějších fázích těchto složitějších diskriminací však dosahuje zvoleného kritéria pouze malá část z původního počtu jedinců (dále například Szabo & Whiting, 2020).

V poslední zde zmíněné práci byly 21 ještěřům *Tropidurus catalanensis* prezentovány tři skleněné komůrky ukrývající živého švába, přičemž každá z nich měla na zadní stěně buď horizontální nebo vertikální pruhování (Rodrigues & Kohlsdorf, 2019). Ty s opačným, než odměňovaným pruhováním byly nepřístupné kvůli skleněné zdi. Ve výsledku se ukázalo, že prostředí, ve kterém jedinci žili, ovlivňovalo jejich výkony, jelikož ti z drsnějšího (vyšší teploty, v blízkosti lidských obydlí) se v průběhu zlepšovali, minimalizovali pohyb k dosažení cíle, a dokonce snížili počet chyb. Diskriminovat horizontální a vertikální pruhy dokázalo také 11 ze 32 scinků *Scincella lateralis* (Paulissen, 2014), kteří splnili kritérium pěti po sobě jdoucích správných voleb z 15 pokusů.

3.3.3. Diskriminační učení u hadů (Serpentes)

Diskriminační učení bylo u hadů zkoumáno pouze u čeledi užovkovitých (Colubridae).

Korálovka pruhovaná (*Lampropeltis getula*) byla schopná rozlišovat mezi svítícím (odměňovaným) a nesvítícím tlačítkem, avšak bližší podrobnosti k výkonům tří testovaných jedinců již autoři nezmínili (Kleinginna & Seamens, 1980). Mačkání tlačítka se korálovky učily pomocí operantního podmiňování (kapitola 3.7.3.).

V druhé studii (Terrick et al., 1995) bylo 14 jedinců *Thamnophis radix haydeni* testováno na asociaci mezi barvou křídel umístěných na pinzetě s nabízeným typem potravy, kterou byla ryba nebo žížala, a to buď „jedlá“ či „nejedlá“. V případě „nejedlé“ byla jedinci vpravena látka vyvolávající nevolnost. Tato varianta byla značena pinzetou s křídly zelenými či žlutými s vertikálními proužky, zatímco černá křídla či pinzeta bez křídel byly kontrolní. Ukázalo se, že averze vůči potravě byla spojena primárně s aposematickou barvou, nicméně že hadi rozpoznávali nejedlou potravu zejména podle chemických signálů a nikoli podle samotné barvy křídel pinzety.

3.3.4. Diskriminační učení u hatérií (Rhynchocephalia)

Hatérie novozélandské (*Sphenodon punctatus*) měly za úkol rozpoznávat blikající světlo v různých frekvencích (14,08; 25,06; 45,61 a 65,09 Hz) od konstantně svítícího světla (Woo et al., 2009). Pomocí

operantního podmiňování (viz dále) byly naučeny vybírat blikající světlo pro získání potravy. Ve výsledku hatérie rozpoznaly frekvence od 14.8 do 45.61 Hz, přičemž tato určení byla nejpřesnější i nejrychlejší.

Celkové shrnutí diskriminačního učení napříč zmíněnými taxony „plazů“

Všechny čtyři zmíněné taxony „plazů“ dokázaly určitou schopnost vizuální diskriminace. Želvy byly schopné rozlišit různé barvy, vzory, ale také, i když s obtížemi, reálné objekty od těch prezentovaných na fotografiích. Zároveň byly schopné tyto dovednosti předvést i po několika měsících (Davis & Burgardt, 2012). Diskriminační schopnosti však byly v některých případech negativně ovlivněny poškozením dorzálního *thalamu* a bazálního *telencephalonu*. Podobně jako želvy zvládli diskriminovat zmíněné vizuální podněty také ještěři. Nicméně pokud se jednalo o složitější fáze diskriminace s vícero podněty, byly jejich kognitivní schopnosti určitým způsobem omezené (viz *Liopholis whitii*). Protože obdobný typ úloh nebyl u želv, hadů ani hatérií testován, výsledky nelze přímo porovnat. Hadi schopnost zrakové diskriminace prokázali také, avšak v souvislosti s potravou upřednostňovali rozlišování na základě olfaktorických signálů. U hatérií vzhledem k jedné dostupné práci byla dokázána pouze schopnost rozpoznávat různé frekvence blikajícího světla s maximální prahovou hodnotou v rozmezí mezi 45.61 až 65.09 Hz.

3.4. Reverzní učení

Úlohy zaměřené na reverzní učení jsou nejlepší k testování pružnosti v myšlení (kognitivní flexibilitě; Wilkinson & Huber, 2012) a mezidruhovému srovnání (Gossette & Hombach, 1969; Szabo & Whiting, 2020).

Tyto úlohy obvykle navazují na předešlou prostorovou navigaci či diskriminaci mezi dvěma možnostmi, kdy se obrátí předchozí požadovaná kritéria. Pro příklad je jedinec nejprve odměňován za volbu prvního objektu, zatímco následně po přehození kritérií za zvolení objektu druhého. V závislosti na typu dané práce je pak tento postup opakován tolikrát, kolikrát je třeba pro dosažení požadovaného cíle (Manning & Dawkins, 2012). Za pochopení principu se následně obvykle považuje, když se živočich v průběhu učení jednotlivých kroků zrychluje (Day et al., 2003; Gaalema, 2011). To znamená, že tedy potřebuje méně opakování pro dosažení zvoleného learning kritéria v každé další reverzi (Manning & Dawkins, 2012).

Celkem bylo dohledáno 32 dostupných prací testujících reverze přechozích naučených stimulů, přičemž 20 z nich (62,5 %) bylo publikováno až od roku 2010. Ze všech prací se osm zaměřuje na želvy (Testudines), 21 se věnuje ještěřům (Sauria), jedna hadům (Serpentes) a zbývající dvě krokodýlům (Crocodylia). Na toto téma jsou níže u taxonu želv (Testudines) i ještěřů (Sauria) uvedeny pro příklad pouze některé z relevantních prací vzhledem k jejich velkému nalezenému množství. Dále vzhledem k podobnosti výsledků jak u želv, ještěřů, hadů, tak i krokodýlů, je společné shrnutí sepsáno na konci této kapitoly.

3.4.1. Reverzní učení u želv (Testudines)

Úlohy zaměřené na reverzní učení byly testovány u čeledi emydovitých (Emydidae), želvovitých (Testudinidae) a batagurovitých (Geoemydidae).

U želv uhlířských (*Chelonoidis carbonarius*) z čeledi želvovitých, které rozlišovaly různě barevné tvary (kapitola 3.3.1), byly následně provedeny čtyři reverze, ve kterých dosáhly kritéria (16 z 20 správných

odpovědí během dvou sezení) čtyři z původně pěti samic. Pátá želva byla schopná vyřešit první reverzní fázi, nicméně ve druhé již v rámci 300 tréninků kritéria nedosáhla. Všichni jedinci byli zároveň v chování poměrně variabilní, jelikož například jedna samice potřebovala 230 opakování při první reverzi, ale poté už jen 60 při třetí reverzi. V počtu pokusů potřebných pro dosažení kritéria byl nejvýraznější nárůst při přechodu z tréninkové na první reverzní fázi, přičemž v ostatních částech byl potřebný počet pokusů jinak téměř stejný (Bridgeman & Tattersall, 2019).

V návaznosti na prostorovou orientaci v T bludišti, ve kterém rozlišovalo 13 želv Reevesových (*Mauremys reevesii*) pravou a levou stranu, bylo navázáno jednou reverzí těchto naučených stran (Ishida & Papini, 1997). Ještě v „prostorové“ fázi byla první skupina želv (se sedmi jedinci) trénována až do dosažení kritéria 19 z 20 správných odpovědí ve dvou po sobě jdoucích sezeních, zatímco skupina druhá (se šesti želvami) po tomto kritériu obdržela navíc 100 tréninkových lekcí. V této části první skupina potřebovala okolo 110 tréninků, přičemž druhá více trénovaná v průměru 90. Když se následně požadovaný cíl obrátil, více trénované želvy se naučily reverzní fázi výrazně rychleji (172 pokusů) než ty méně trénované (průměrně 214 tréninků). Želvy s větším počtem tréninků tedy dosahovaly lepších výkonů, jelikož rychleji docílily požadovaného kritéria, nicméně obě skupiny se úlohu úspěšně naučily.

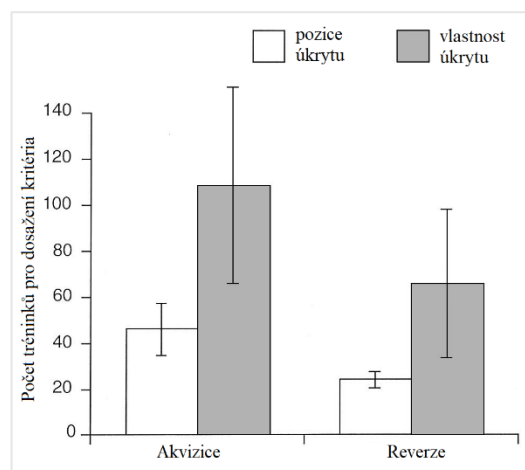
3.4.2. Reverzní učení u ještěřů (Sauria)

Reverzní úlohy byly nejčastěji zkoumány u čeledi ještěřkovitých (Lacertidae), dále scinkovitých (Scincidae), a následně u varanovitých (Varanidae), tejuvitých (Teiidae), gekončikovitých (Eublepharidae), agamovitých (Agamidae) a čeledi Anolidae.

Jedinci *Egernia stokesii* prokázali, že jsou schopni se naučit rozlišovat objekty na základě vizuálních nápověd o barvě či vzoru, a že jsou schopni i následné reverze (Szabo, Noble, & Whiting, 2021a). V ojedinělých případech dokonce i během složitějších fází se složenými podněty (podrobnější informace jsou uvedeny v kapitole 3.3.2.), čímž dokázali svou kognitivní flexibilitu.

Dále byli například dva samci varana drsnokrkého (*Varanus rudicollis*) učeni rozeznávat bílý a černý disk, přičemž následně proběhla dvakrát reverze původní naučené barvy (Gaalema, 2011). Autorka zde zmiňuje, že v průběhu času se doba potřebná na naučení rozpoznání daného disku zkracovala, avšak přesná data nejsou uvedena. Podobných výsledků dosáhlo i 11 samců *Aspidoscelis inornatus* volící úkryt na základě pozice (vlevo a vpravo) či vzorování (modro žluté podélné či příčné pruhování), kteří v průměru potřebovali přibližně poloviční počet opakování pro naučení než v původní akvizici (Day et al., 2003). Jedinci z pozicní skupiny byli přitom v akvizici mnohem rychlejší než ti ze skupiny zaměřené na diskriminaci mezi pruhováním (viz Obrázek 6).

Oproti tomu u ještěrek italských (*Podarcis siculus*) byl potřebný počet tréninků v reverzi (11.5 ± 4.1) i přes dosažení kritéria téměř stejný jako v první akvizici (12,2 ± 4,4; Gavriilidi et al., 2022). Objevily



Obrázek 6 Počet potřebných tréninků pro dosažení kritéria u *Aspidoscelis inornatus* v akvizici a reverzní fázi pro dvě skupiny vybírající správný úkryt na základě pozice či vizuálních vlastností (podle Day et al., 2003)

se však i druhy, které se reverzní úlohu nezvládly naučit téměř vůbec – například *Eremias brenchleyi* a ještěrka pardálí – *Acanthodactylus pardalis*; (De Meester, Van Linden, et al., 2022) nebo další jedinci *Egernia stokesii* (zde ale pravděpodobně kvůli nevhodnému designu úlohy; Szabo & Whiting, 2022).

3.4.3. Reverzní učení u hadů (Serpentes)

Užovka mokasínská (*Nerodia sipedon*) z čeledi užovkovitých (Colubridae) byla jako jediný zástupce hadů testována na schopnost reverzního učení (Deitz, 1984). V této úloze byli čtyři jedinci podrobena prostorovému rozlišování mezi pravou a levou stranou, přičemž po dosažení kritéria osmi posledních správných odpovědí z celkově alespoň 11 ze 12 správných, byly cílové strany prohozeny. Ve výsledku během 170 pokusů splnila jedna užovka kritérium pro první reverzi, dvě pro čtyři reverze a poslední čtvrtá dokonce pro šest. Počty chyb i potřebný počet pokusů v sezeních, kdy jedinci dosáhli kritéria, v průběhu testování klesaly, a tak byly užovky mokasínské schopné do určité míry reverzního učení.

3.4.4. Reverzní učení u krokodýlů (Crocodylia)

U krokodýlů byla na reverzní učení testována čeleď aligátorovitých (Alligatoridae) a krokodýlovitých (Crocodylidae).

Jak bylo zmíněno výše v kapitole 3.2.5, aligátoři severoameričtí (*Alligator mississippiensis*) byli schopni rozlišovat klec napravo od té nalevo a v následné reverzi bylo sedm z původně osmi jedinců taktéž úspěšných (poslední jedinec uhynul; Davidson, 1966). Tři z těchto aligátorů byli úspěšní i v druhé reverzi, přičemž v průběhu devíti pokusů se v každém z reverzních bloků počet chyb snižoval. Obdobně tomu bylo i u dalších čtyř aligátorů severoamerických a tří krokodýlů amerických (*Crocodylus acutus*), kde se průměrný počet chyb během mačkání pravého či levého tlačítka během 19 reverzí také výrazně snižoval. Aligátoři však byli obecně lepší než krokodýli (Gossette & Hombach, 1969).

Celkové shrnutí reverzního učení napříč zmíněnými taxony „plazů“

Z celkového pohledu byli jak želvy, ještěři, hadi, tak i krokodýli schopni reverzního učení, a tedy prokázali určitou míru kognitivní flexibility. Nicméně v případě prvních tří skupin byly reverze testovány i vícekrát, oproti krokodýlům, kde byla fáze reverze pouze jedna. Ve výsledku byly želvy spolu se šupinatými velmi behaviorálně variabilní, jelikož někdy bylo potřeba stejného či naopak potencionálně většího množství opakování pro znovu-naučení. Avšak ve většině z dostupných prací, počítaje v to i krokodýly, byla obvykle ve fázích reverze nižší chybovost a jedinci naopak potřebovali méně tréninků pro znovudosažení kritéria. Tyto výsledky zároveň ukazují i na určité zapojení paměti, jelikož jedinci si princip úlohy z předchozích fází museli pamatovat, aby ve fázích pozdějších nepotřebovali tolik opakování či dělali méně chyb. K mezidruhovému srovnání však byly reverzní úlohy využity pouze v několika málo pracích.

3.5. Úlohy na řešení nového problému („*problem-solving*“ či „*instrumental task*“)

Úlohy zaměřené na určité „vyřešení problému“ (takzvaný „*problem-solving*“, neboli „*instrumental task*“), kterému je daný jedinec vystaven, jsou dalším způsobem, jakým lze testovat kognitivní schopnosti živočichů (Szabo et al., 2020). Obvykle se jedná o únik z boxu, zmáčknutí tlačítka, odstranění víčka či jiný způsob otevření krabičky pro získání odměny. Tento typ úloh zároveň bývá poměrně často jistým předstupněm pro další testování ostatních kognitivních schopností, jelikož obvykle předchází například

diskriminaci mezi dvěma a více objekty, vzory či barvami (například Blau & Powers, 1989; Davis & Burghardt, 2012), viz kapitola 3.3. Při řešení těchto typů úloh mohou být zapojeny úplně jednoduché kognitivní schopnosti (operantní podmiňování), nebo naopak složitější typy kognice umožňující pochopení fyzikálních vlastností objektů (vztah mezi váhou a velikostí, tvar objektů nutný pro řešení úlohy), nebo vztahů mezi nimi (Cacchione & Krist, 2004; Cheke et al., 2011) Kognitivně náročnější je i řešení úlohy, kdy je odložena odměna, za účelem získání odměny větší.

S tím souvisí takzvaná inhibiční kontrola („*inhibitory control*“), jejíž kognitivní náročnost spočívá v tom, že živočich musí ovládat své vlastní chování a překonat určitou silnou vnitřní predispozici reagovat hned (Diamond, 2013). Pomocí této schopnosti je pak jedinec obvykle schopný danou úlohu vyřešit, nebo získat větší odměnu (Gavriilidi et al., 2022; Szabo et al., 2020). Tato sebekontrola je zároveň součástí behaviorální flexibility, díky které se živočich dokáže lépe přizpůsobovat změnám – například přestat reagovat na stimuly, které již nejsou výhodné, počkat a útočit na kořist až ve správný moment a podobně (De Meester, Van Linden, et al., 2022). Mimo „problem-solving“ úlohy je inhibiční kontrola tedy součástí i reverzí (Szabo et al., 2020). V mnoha pracích, kde je úkolem jedince zmáčknout tlačítko, je dále zároveň ve fázi učení často využíváno operantní podmiňování (například Emer et al., 2015), viz kapitola 3.7.

Tématu „problem-solving“ úloh se věnuje 32 vyhledaných relevantních publikací (viz Tabulka 1) ať už samostatně, či jako předstupeň dalších testovaných kognitivních schopností. Z těchto prací se jich šest zaměřuje na želvy (Testudines), jedna se věnuje krokodýlům (Crocodylia) a zbývajících 25 šupinatým (Squamata) – 23 ještěřům (Sauria) a dvě hadům (Serpentes). Schopnosti těchto vyjmenovaných taxonů v „problem-solving“ úlohách budou shrnuty dohromady na konci této kapitoly.

3.5.1. Řešení problému u želv (Testudines)

U želv byly „problem-solving“ úlohy testovány zejména v rámci pre-tréninku pro experimenty zaměřené na diskriminační schopnosti, a to pouze u čeledi emydovitých (Emydidae).

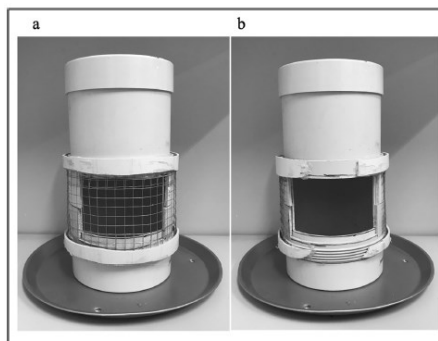
Například želvy ozdobné (*Chrysemys picta*) se naučily zmáčknout tlačítko pro budoucí zaznamenání volby mezi dvěma možnostmi (Blau & Powers, 1989; A. J. Reiner & Powers, 1978, 1980, 1983; Spigel, 1963) či v případě želv Nelsonových (*Pseudemys nelsoni*) a želv nádherných (*Trachemys scripta*) manipulovat a odstrčit různě barevné lahve pro získání odměny (Davis & Burghardt, 2007, 2011, 2012).

3.5.2. Řešení problému u ještěřů (Sauria)

U šupinatých byly „problem-solving“ úlohy testovány u poměrně mnoha čeledí, mezi které patřili scinkovití (Scincidae), ještěřkovití (Lacertidae), varanovití (Varanidae), korovcovití (Helodermatidae), leguánovití (Iguanidae) a také čelď Anolidae.

V mnoha pracích dokázali například ještěrky italské (*Podarcis siculus*) nebo portugalské (*Podarcis bocagei*; Whiting et al., 2018), egerie (*Egernia striolata*; Riley et al., 2018) či scinkové (*Eulamprus quoyii*; Kar et al., 2017) otevřít víčko od misky, která skrývala potravu a byla následně využita v rámci diskriminační úlohy. Nicméně ještěrky Erhardovy (*Podarcis erhardii*) ve stejné úloze úspěšné příliš nebyly, jelikož uspělo pouze 24 ze 137 jedinců (De Meester, Pafilis, & Van Damme, 2022).

Z obecnějšího pohledu pak velmi dobrých výsledků v “problem-solving“ úlohách dále dosahují varani. U varanů bengálských (*Varanus bengalensis*) se všichni čtyři jedinci naučili mačkat tlačítko (Loop, 1976). Dále všichni jedinci tří různých druhů či jejich větší část (*Varanus rudicollis*, *Varanus prasinus*, *Varanus mertensi*) dokázala otevírat speciální válec s ukrytou potravou (Cooper et al., 2019, 2020; Pettit et al., 2021) nebo trubičku na podobném principu (Manrod et al., 2008), a to i v přirozených, nejen laboratorních podmínkách. Nicméně v obdobné úloze už nebyl například úspěšný leguán jamajský (*Cyclura collei*) či korovec mexický (*Heloderma charlesbogerti*; Cooper et al. 2019, 2020).



Obrázek 7 Aparát s a) uzavřeným či b) otevřeným otvorem pomocí posuvných dvířek využitý v problem-solving úloze u varana pestrého (*Varanus varius*). Převzato z Pettit et al., (2021).

Při úniku z boxu („escape-box“) byly ještěrky Erhardovy (*Podarcis erhardii*) taktéž vcelku úspěšné, jelikož se z něj podařilo uniknout celkem 34 ze 42 jedinců a o rok později i 38 ze 42 (De Meester, Pafilis, Vasilakis, et al., 2022). Podobné výsledky byly zaznamenány u ještěrky Erhardovy i v další studii, kde úlohu vyřešilo 107 ze 137 jedinců (De Meester, Pafilis, & Van Damme, 2022), nebo dále u ještěrky dalmatské (*Dalmatolacerta oxycephala*) a ještěrky živorodé (*Zootoca vivipara*; De Meester, Van Linden, et al., 2022). Nicméně například osm ještěrek perlových (*Timon lepidus*) v poslední zmíněné práci z boxu vůbec neuniklo.

3.5.3. Řešení problému u hadů (Serpentes)

Šest jedinců krajty tmavé (*Python bivittatus*) či tři korálovky pruhované (*Lampropeltis getula*) se stejně jako želvy naučily mačkat tlačítko, aby získaly přístup k misce s vodou (Kleinginna, 1970; Kleinginna & Seamens, 1980) nebo se jim otevřela automatická dvířka k potravě (Emer et al., 2015).

3.5.4. Řešení problému u krokodýlů (Crocodylia)

Čtyři aligátoři severoameričtí (*Alligator mississippiensis*) i tři krokodýli američtí (*Crocodylus acutus*) se v práci od Gossetta & Hombacha (1969) naučili vytlačovat dva vertikální bloky v rámci pre-tréninku pro následnou prostorovou diskriminaci (kapitola 3.2.5.). Všichni jedinci se toto úspěšně naučili.

Celkové shrnutí „problem-solving“ úloh napříč zmíněnými taxony „plazů“

V těchto úlohách byly výsledky napříč různými skupinami „plazů“ natolik podobné, že je lze porovnat společně. Podle mého názoru byli jak želvy, krokodýli, ještěři, tak hadi velmi úspěšní, jelikož pouze ve třech z celkových třinácti prací věnujících se cíleně „problem-solving“ úlohám byly zmíněny výsledky s úspěšností nižší než 50 % z celkového počtu jedinců (De Meester, Pafilis, & Van Damme, 2022; De Meester, Van Linden, et al., 2022; Paulissen, 2008). Nicméně je možné, že další práce referující negativní výsledky nebyly publikovány. V souhrnu tedy všechny čtyři skupiny „plazů“ vykázaly určitou míru inhibiční kontroly odkazující na jejich behaviorální flexibilitu, a tedy vyšší kognitivní schopnosti, jelikož si dokázaly úspěšně poradit s novým problémem, se kterým se v minulosti nesetkaly. Zároveň tyto výsledky ukázaly na schopnost „plazů“ učit se pomocí operantního podmiňování (dále viz kapitola 3.7.).

3.6. Sociální učení se zaměřením na sledování pohledu, učení odpozorováním a imitací

„Plazi“ jsou v pracích o sociálním učení obvykle testováni dvěma způsoby. První z nich je zaměřen na následování pohledu (tzv. *gaze-following*), a to obvykle za projekcí světla (Simpson & O’Hara, 2019; Wilkinson, Mandl, et al., 2010), zatímco druhý způsob se zaměřuje zpravidla na učení odpozorováním a imitací ve spojitosti s obcházením překážky (Wilkinson, Kuenstner, et al., 2010) nebo s určitým vyřešením problému a následnou vizuální diskriminací (například Kar et al., 2017; Noble et al., 2014; Whiting et al., 2018). Z principu těchto úloh však nelze přesně poznat, o jak kognitivně náročný typ sociálního učení se jednalo. Na téma sociálního učení „plazů“ se začaly objevovat publikace až od roku 2010 (Wilkinson, Kuenstner, et al., 2010), přičemž k dnešnímu dni se podařilo dohledat pouze 13 relevantních publikací (viz Tabulka 1) – tři věnované želvám a zbylých 10 ještěřům.

3.6.1. Shrnutí sociálního učení u želv (Testudines)

U želv (Testudines) bylo téma sociálního učení testováno pouze u dvou čeledí, a to želvovitých (Testudinidae) a emydovitých (Emydidae). I přes to, že tento typ učení je u želv velmi málo studovaným tématem, bylo u želvy uhlířské (*Chelonoidis carbonarius*; Wilkinson, Kuenstner, et al., 2010; Wilkinson, Mandl, et al., 2010) i želvy Nelsonovy (*Pseudemys nelsoni*; Davis & Burghardt, 2011) dokázáno, že informace získané pozorováním dalších jedinců svého druhu jsou schopné využívat – ať už při následování pohledu, zdolávání překážek nebo vizuální diskriminaci. Nicméně vzhledem k práci Davise & Burgardta (2011) je možné, že při manipulaci s objekty mohou být napodobované schopnosti určitým způsobem limitované. Želvy po vzoru demonstrátora sice volily správnou barvu lahve, ale už ji neshazovaly. Tyto výsledky však mohly být způsobeny nevhodným uspořádáním arény.

3.6.2. Shrnutí sociálního učení u ještěřů (Sauria)

V rámci taxonu šupinatých byly do těchto úloh zapojeny celkem čtyři čeledi – scinkovité (Scincidae), ještěřkovité (Lacertidae) a dále agamovité (Agamidae) i gekončíkovité (Eublepharidae).

V rámci šupinatých bylo obdobně jako u želv dokázáno, že gekončík noční (*Eublepharis macularius*; Simpson & O’Hara, 2019) a agama vousatá (*Pogona vitticeps*; Siviter et al., 2017) jsou schopni následovat pohled jedince svého druhu ať už nahoru či do stran. Z dostupné literatury se také domnívám, že sociální učení hraje významnou roli i u dalších druhů šupinatých pro osvojování nových dovedností (Kis et al., 2015) nebo při změně původních preferencí (Gavriilidi et al., 2022), přičemž zde však záleží na vícero faktorech (teplota líhně, prostředí, věk, náročnost, hierarchie; Damas-Moreira et al., 2018; Kar et al., 2017; Noble et al., 2014; Siviter et al., 2017). Pokud totiž nebyly úlohy tak komplikované, jedinci aplikovali jednodušší kognitivní strategii „pokus-omyl“, jakmile se však úloha stala složitější a původní naučená informace již nebyla spolehlivá, jedincům se vyplatilo využít komplexnější sociální informace od demonstrátora (Gavriilidi et al., 2022; Munch, Noble, Wapstra, et al., 2018). Nicméně v některých případech jedinci pravděpodobně nevyužívaly sociální informaci vůbec (Riley et al., 2018).

3.7. Operantní podmiňování

Ve spojitosti s asociativním učením, kdy si živočich vytváří jakési mentální spojení mezi dvěma stimuly, je zmiňováno takzvané *klasické* a *operantní podmiňování* (Shettleworth, 2010). Během podmiňování se jedinci učí o vztazích mezi událostmi a jejich následcích, díky čemuž se poté v budoucnosti chovají adekvátně (Shettleworth, 2010; Skinner, 1965). V této bakalářské práci je věnován prostor primárně operantnímu podmiňování, které je ve sledovaných typech kognitivních úloh častější.

V případě *klasického podmiňování* je nepodmíněný podnět a vrozená reakce spojena s podmíněným podnětem, čímž se v budoucnu po dostatečném upevnění objeví i podmíněný reflex. Ve známém experimentu I. P. Pavlova se jednalo o zvuk zvoněčky (podmíněný podnět) označujícím blížící se potravu (nepodmíněný podnět), kvůli kterému psi začali slinit (nepodmíněný reflex) a dělali tak v budoucnu již při pouhém zvuku zvonku (podmíněný reflex; Shettleworth, 2010). Klasické podmiňování je u „plazů“ využíváno zejména ve spojitosti s fyziologií (Zhu & Keifer, 2004), nebo jako předstupeň v některých úlohách věnovaných operantnímu podmiňování (Weiss & Wilson, 2003; Williams et al., 2022).

Oproti tomu u *operantního podmiňování* (termín dle B. F. Skinnera z roku 1937) je jedinec buď za své chování odměňován, čímž se zvyšuje pravděpodobnost výskytu tohoto chování do budoucna, nebo je naopak nějakým způsobem trestán za to nesprávné, a tím pravděpodobnost zopakování tohoto nežádoucího chování v budoucnu klesá. S odměňováním žádoucího chování dále existuje *pozitivní posílení* (získání něčeho příjemného – například potrava) a *negativní posílení* (zbavení se něčeho nepříjemného – například nepříjemného zvuku; Skinner, 1965).

Ve spojitosti s „plazy“ jsou prvky operantního podmiňování nedílnou součástí téměř každé z testovaných numerických, prostorových, diskriminačních, reverzních či „problem-solving“ úloh. Tento přístup je navíc v dnešní době často využíván v zoo za veterinárními a dalšími účely (Gaalema & Benboe, 2008; Gutnick et al., 2020; Hellmuth et al., 2012). Nicméně prací zaměřujících se přímo na operantní podmiňování u „plazů“ není mnoho. Konkrétně bylo dohledáno pouze 13 takovýchto dostupných publikací, přičemž některé z nich budou rozebrány dále. Operantní podmiňování však využívá celkem 114 prací (viz Tabulka 1). Performance níže zmíněných taxonů „plazů“ z hlediska operantního podmiňování bude shrnuta na konci této kapitoly vzhledem k podobným výsledkům.

3.7.1. Operantní podmiňování u želv (Testudines)

Zajímavým příkladem operantního podmiňování je experiment z roku 1911 (Casteel, 1911), během kterého se želvy ozdobné (*Chrysemys picta*) učily rozeznávat různé stimuly – černou od bílé, jeden vzor od druhého, horizontální proužky od vertikálních, nebo různou šířku pruhů. V testovací aréně se nacházely dva boxy, oba s potravou a stejně tak připojené k elektrodám, mezi kterými se jedinci na základě prezentovaných stimulů rozhodovali. Pokud želva rozhodla správně, na konci boxu byla odměněna potravou, pokud však volila špatně, byl jí podán elektrický výboj, čímž byla zároveň od potravy odrazena. Tento design však pravděpodobně nebyl příliš vhodný, jelikož některé želvy elektrický stimul natolik odradil, že nebyly schopné se testování dále účastnit a zároveň jim učení trvalo poměrně dlouho (v průměru 183 pokusů pro konkrétní úlohu). Nicméně nelze vyloučit možnost, že zde hrála roli i určitá variabilita mezi jedinci a celkově velká kognitivní náročnost této úlohy.

Oproti tomu se želvy obrovské (*Aldabrachelys gigantea*) pomocí operantního podmiňování učily celkem úspěšně nejprve dotýkat, a poté i z větší vzdálenosti následovat nabízený červený target, na němž měly v pozdějších krocích za úkol i setrvat (potřebný počet tréninků však autoři nezmiňují; Weiss & Wilson, 2003). Díky tomuto naučenému chování pak bylo možné všem čtyřem jedincům odebrat krev. Ve studii od Gaalema & Benboe (2008) byl využit stejný postup s modrobílým targetem, na kterém se čtyři jedinci naučili během 25 sezení (průměr 15,8) setrvat a dále se díky tomu nechali zvážit. Obdobně tomu bylo i v další práci od Gutnick et al. (2020), ve které želvy obrovské i želvy sloní (*Chelonoidis niger*) měly za cíl následovat a kousnout do různě zbarveného míčku. Toho bylo následně využito pro vizuální diskriminaci.



Obrázek 8 Želva sloní (*Chelonoidis niger*) následující modrý target na tyčce. Převzato z Gutnick et al. (2020)

3.7.2. Operantní podmiňování u ještěřů (Sauria)

Operantního podmiňování u ještěřů bylo využito zejména pro následné testování diskriminace mezi různými barvami či vzory, nebo v rámci řešení „problem-solving“ úloh. Nicméně v práci Szabo & Whiting (2022) tomuto předcházelo kritérium, ve kterém se všech osm jedinců egermie Stokesovy (*Egernia stokesii*) pomocí operantního podmiňování naučilo nejprve zvolené kartičky přímo dotknout. Hellmuth et al., (2012) pak zmiňuje dracenu guyanskou (*Dracaena guianensis*), která dokázala následovat a dotýkat se targetu pro možnost veterinárního ošetření.

3.7.3. Operantní podmiňování u hadů (Serpentes)

Jak již bylo zmíněno (viz kapitola 3.5.3), u hadů bylo operantní podmiňování využito u krajty tmavé (*Python bivittatus*), užovky Couperovy (*Drymarchon couperi*) či korálovky pruhované (*Lampropeltis getula*) pro mačkání tlačítka za účelem získání potravy nebo misky s vodou (Emer et al., 2015; Kleinginna, 1970; Kleinginna & Seamens, 1980). Nicméně například užovka obrovská (*Hydrodynastes gigas*) a kobra královská (*Ophiophagus hannah*) byly učeny dotýkat se různě barevného targetu a následovat ho, většinou opět kvůli veterinárním účelům (Hellmuth et al., 2012; Wiley, 2020; Williams et al., 2022).

3.7.4. Operantní podmiňování u krokodýlů (Crocodylia)

Krokodýli nilští (*Crocodylus niloticus*) byli také učeni dotýkat se targetu a setrvat na něm, díky čemuž pak bylo umožněno odebrání krve (Hellmuth et al., 2012). Operantní podmiňování bylo nicméně aplikováno i u aligátorů severoamerických (*Alligator mississippiensis*), kteří v rámci experimentu rozeznávali mezi cílovou vodní nádrží umístěnou napravo nebo nalevo (viz kapitola 3.2.5.). Přílišné horko ve výchozím prostoru zde aligátory totiž motivovalo k pohybu do cílové vodní nádrže, která sloužila jako „odměna“.

3.7.5. Operantní podmiňování u hatérií (Rhynchocephalia)

Jak již bylo zmíněno výše, hatérie novozélandská (*Sphenodon punctatus*) byla testována na rozlišovací schopnosti mezi blikajícím a konstantně svítícím světlem (Woo et al., 2009). Aby se však jedinci naučili vybírat žádané světlo a mohli být dále testováni, bylo využito operantního podmiňování, kdy za správnou volbu vždy obdrželi potravu. Hatérie se tedy pomocí této metody naučily vybírat blikající světlo.

Celkové shrnutí operantního podmiňování napříč zmíněnými taxony „plazů“

Operantní podmiňování se u želv (Testudines), šupinatých (Squamata), zahrnujících ještěry (Sauria) i hady (Serpentes), krokodýlů (Crocodylia) a dokonce také hatérií ukázalo jako poměrně efektivní způsob, pomocí kterého je možné tyto živočichy naučit či podpořit řadu různých chování. V současné době je tato metoda cíleně využívána zejména pro veterinární účely, nicméně se domnívám, že je neoddělitelnou součástí téměř každé z dalších testovaných kognitivních úloh.

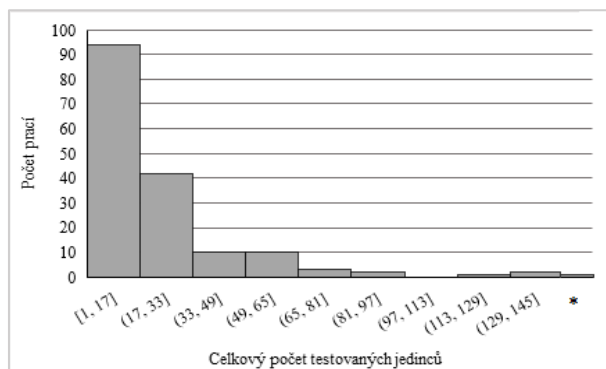
4. PŘEDBĚŽNÉ VÝSLEDKY METAANALÝZY

Jak již bylo zmíněno, bylo dohledáno a po prostudování zahrnuto celkem 130 dostupných relevantních prací, z nichž osm testovalo numerické schopnosti, 51 prostorové učení na topografickém měřítku, 64 vizuální diskriminaci, 32 reverzní učení, 32 řešení problému, 13 sociální učení a 114 operantní podmiňování – z těchto pouze 13 cíleně (příčemž mnoho prací se v těchto kategoriích překrývalo). Veškeré sledované informace k daným pracím jsou zaznamenány v tabulce (viz ukázka, Tabulka 1), dostupné u autorů této práce. Vyloučena byla většina prací o prostorové navigaci želv na geografické škále.

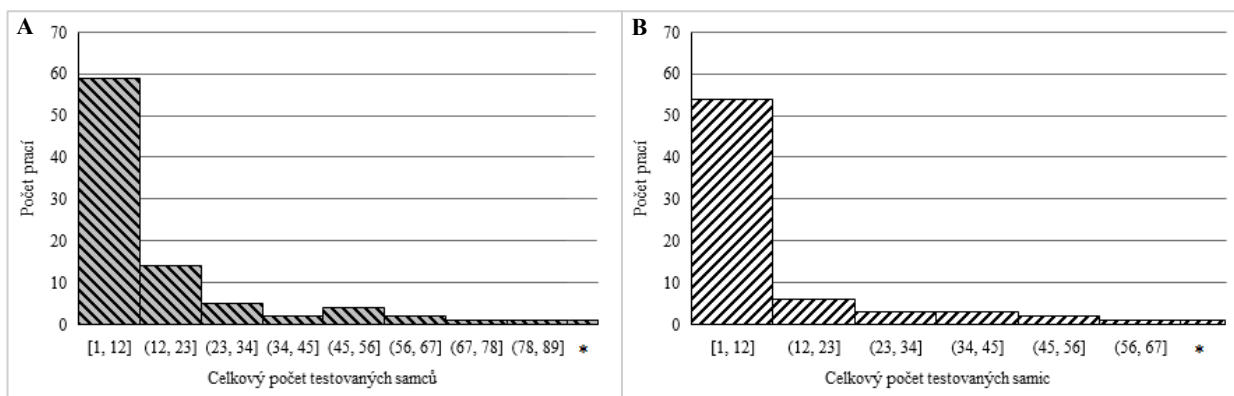
Tabulka 1 Ukázka tabulky obsahující veškeré dohledané a dostupné práce na téma numerických schopností (červeně), prostorového učení (zeleně), diskriminačního učení (oranžově), reverzního učení (modře), „problem-solving“ úloh (žlutě), sociálního učení (fialově) a operantního podmiňování (šedě). V této tabulce je zaznamenán název publikace, zkrácená forma citace, rok vydání, počty jedinců, úspěšnost v daných úlohách, kritéria pro naučení, sledované faktory a jejich počty, testované druhy a jejich zařazení do vyšší taxonomické skupiny a čeledi. V prvním barevném sloupci je u každého typu úlohy zobrazeno, zda se alespoň jeden jedinec danou úlohu naučil (1) či ne (0) a to stejné poté platí v druhém stejně barevném sloupci pro alespoň polovinu testovaných jedinců. Tato tabulka je v plné formě dostupná u autorů (linda.viskova@natur.cuni.cz).

název	zkrácená citace	rok	celkem	samci	samc	úsp	úsp	úsp	úsp	úsp	úsp	úsp	úsp	úsp	úsp	kritérium	sledované	počet	živočich anglicky	živočich latinsky	skupina	čeleď		
The impact of urb	Kang et al., 201	2018	74	74			1	0	1	0					1	0 v tréninku urban/nat	3	Dark-fleeced garden	<i>Lampropholis delicata</i>	Squamata (lizards)	Scincidae			
Rapid learning of	Front, 2019	2019	27	18	9		1	1							1	1 pokud se čtyři rohy	1	Catalonian Wall Lizard	<i>Podarcis liolepis</i>	Squamata (lizards)	Lacertidae			
Training and long	Davis & Burgha	2007	9	3	6				1	1					1	1 6 až 8 po fáze, láhe	4	Florida Redbelly Turt	<i>Pseudemys nelsoni</i>	Testudines (turtles)	Emydidae			
Testing domain g	Qi et al., 2018	2018	15	15					1	1					1	1 poměr sp spatial le	5	Eastern Water-skink,	<i>Eulamprus quoyii</i>	Squamata (lizards)	Scincidae			
Function of the d	Grissham & Pow	1989	41						1	1	1	1	1	1	1	1 pretrenín horizontá	4	Eastern Painted Turtl	<i>Chrysemys picta</i>	Testudines (turtles)	Emydidae			
Do lizards have e	Szabo & Whitir	2020	17	9	8				1	0	1	0			1	0 7/7 nebo body conc	7	Shingleback Lizard, Sl	<i>Tiliqua rugosa asper</i>	Squamata (lizards)	Scincidae			
			14						1	1	1	1			1	1	7	Common Bluetongue,	<i>Tiliqua scincoides scincoides</i>	Squamata (lizards)	Scincidae			
Subproblem learn	Szabo et al., 20	2018	24	12	12				1	0	1	0			1	0 6/6 nebo simple, cc	10	Tree-crevice Skink, Tr	<i>Egernia striolata</i>	Squamata (lizards)	Scincidae			
Precocial juvenile	Szabo, Noble, &	2019	30						1	0	1	0			1	0 6/6 nebo simple, cc	14	Common Bluetongue,	<i>Tiliqua scincoides scincoides</i>	Squamata (lizards)	Scincidae			
Context-specific r	Szabo, Noble &	2019	20	10	10				1	0	0	1	1		1	1 6/6 nebo skupina, r	10	Eastern Water-skink,	<i>Eulamprus quoyii</i>	Squamata (lizards)	Scincidae			
Behavioural flexi	Leal & Powell,	2012	6	3	3				1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
Colour discrimina	Clark et al., 201	2014	60	31	29				1	0	1	0	1	0	1	0	5 ze 6 spr motor tas	9	Bold-striped Cool-ski	<i>Acritoscincus duperreyi</i>	Squamata (lizards)	Scincidae		
Spatial learning	Paulissen, 2008	2008	52						1	0					1	0	0	není uve escape be	3	Ground Skink, Little B	<i>Scincella lateralis</i>	Squamata (lizards)	Scincidae	
Quantitative abil	Miletto Petrazz	2017	27	8	10		1	0							1	1	1	ne lze apl velikost p	2	Italian Wall Lizard	<i>Podarcis siculus</i>	Squamata (lizards)	Lacertidae	
Superior continu	Lin et al., 2021	2021	5				1	1							1	1	1	ne lze apl fixed num	2	Chinese Striped-neck	<i>Mauremys sinensis</i>	Testudines (turtles)	Geoemydidae	
Quantity Discrim	Miletto Petrazz	2018	21				0	0							1	1	1	ne lze apl velikost d	3	Italian Wall Lizard	<i>Podarcis siculus</i>	Squamata (lizards)	Lacertidae	
Spatial learning	Choltzman et al	1999	20						1	1					1	1	1	1	není uve kvadrant,	3	Red Cornsnake, EastE	<i>Pantherophis guttatus</i>	Squamata (snakes)	Colubridae
Touchscreen perf	Mueller-Paul e	2014	4						1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
Turtles (Pseudem	Davis & Burgha	2011	6	1	5				1	1					1	1	1	1	1	1	1	0		
Visual discrimina	Gaalema, 2011	2011	2						1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
Visual and respo	Wilkinson et al	2009	1	1					1	1					1	1	1	1	1	1	1	1		
Place and cue lea	López et al., 20	2000	24						1	1					1	1	1	1	1	1	1	1		
Use of position a	Day et al., 2003	2003	11	11					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
Does social envir	Riley et al., 201	2017	28	12	16				1	1					1	1	1	1	1	1	1	1		
Long-Term Retent	Davis & Burgha	2012	9	3	6				1	1					1	1	1	1	1	1	1	1		

Z hlediska celkového počtu studovaných jedinců jednoho druhu byly nejčastěji testovány skupiny v počtech do 17 a dále do 33 jedinců. Vyšší počty jedinců byly spíše výjimečné (viz Obrázek 9). Obdobný trend je možné sledovat i v případě počtu testovaných samců a samic, kdy velikost podskupiny nejčastěji dosahuje velikosti 1 až 12 jedinců u obou pohlaví (viz Obrázek 10). Pohlaví studovaného druhu však není vždy v pracích uvedeno – buď vůbec, či kvůli nemožnosti ho určit vzhledem k nízkému věku jedinců.



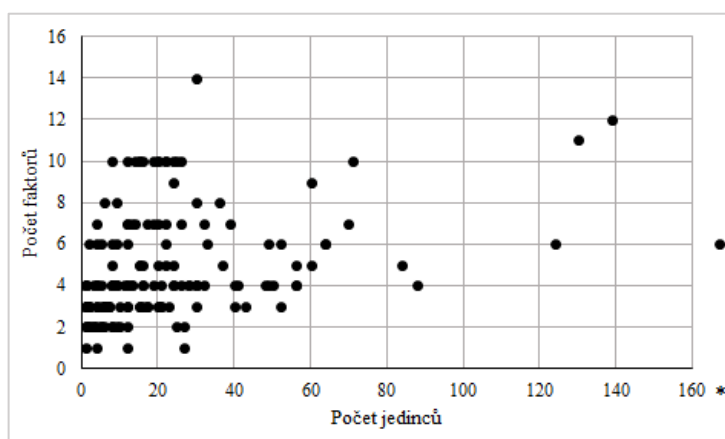
Obrázek 9 Četnost zastoupení jednotlivých velikostních skupin testovaných jedinců v zahrnutých pracích. Dané počty jsou počítány pro každý druh zvlášť a jsou zahrnuty ve frekvenčním histogramu. Symbol * označuje jednu práci testující celkem 559 jedinců (Ko et al., 2020).



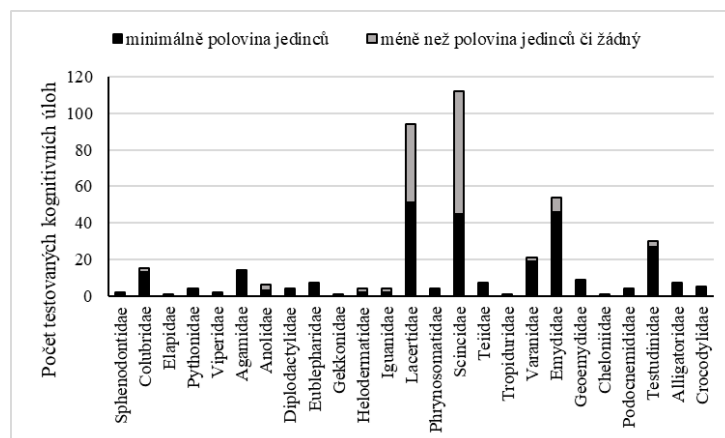
Obrázek 10 Četnost zastoupení jednotlivých velikostních skupin testovaných samců (A) a samic (B) v zahrnutých pracích. Dané počty jsou počítány pro každý druh zvlášť a jsou zahrnuty ve frekvenčním histogramu. Symbol * označuje jednu práci testující celkem 317 samců (A) a 242 samic (B; Ko et al., 2020).

Počty sledovaných faktorů (jako je například vliv teploty během inkubace, typ prostředí během postnatálního vývoje, barva či vzorování rozlišovaných objektů, preference strany a podobné) vzhledem k počtu testovaných jedinců jsou zobrazeny na Obrázku 11. Z plotu je patrné, že ve většině prací bylo obvykle na malém množství jedinců testováno vcelku velké množství faktorů a pouze v některých případech spolu s narůstajícími faktory byla zvyšována i velikost testované skupiny.

Z celkového pohledu byli nejčastěji testovanou čeledí scinkovití (Scincidae, 41 prací), dále ještěřkovití (Lacertidae, 27 prací) a jako třetí emydovití (Emydidae, 21 prací). Podobné zastoupení je viditelné na Obrázku 12. Přičemž konkrétně ze skupiny ještěřů (Sauria) byla dále jako třetí v pořadí čeleď varanovitých (Varanidae). V rámci hadů (Serpentes) poté převládali užovkovití (Colubridae), následovaní krajtami (Pythonidae) a dále zmijovitými (Viperidae) s korálovcovitými (Elapidae). U želv (Testudines) byly nejčastěji testování emydovití (Emydidae), dále želvovití (Testudinidae) a poté batagurovití (Geoemydidae). Krokodýli (Crocodylia) byli zastoupeni dvěma čeleděmi –



Obrázek 11 Počet testovaných faktorů vzhledem k celkovému počtu jedinců. Symbol * označuje jednu práci testující šest faktorů na celkem 559 jedincích (Ko et al., 2020).



Obrázek 12 Zastoupení a úspěšnost alespoň poloviny jedinců studovaných z dané čeledi ve všech pracích pro každou testovanou úlohu. Černě = úlohu se naučila alespoň polovina jedinců. Šedě = úlohu se naučilo méně než polovina jedinců či vůbec žádný.

krokodýlovitými (Crocodylidae) a aligátorovitými (Alligatoridae). Hatérie (Rhynchocephalia) byly zahrnuty pouze v jedné práci, ve které však byli všichni jedinci úspěšní. Distribuce studovaných kognitivních schopností v rámci „plazů“ je dále zobrazena na Obrázku 13 a 14.

Jak je vymapováno na fylogenetickém stromě „plazů“ (viz Obrázek 13), pouze u 23 ze všech 85 existujících čeledí byla prokázána alespoň u jednoho představitele minimálně jedna ze sledovaných kognitivních schopností. Přičemž nejvíce těchto schopností bylo dokázáno u čeledi ještěrkovitých, scinkovitých a želvovitých, což pravděpodobně souvisí i s tím, že jsou v těchto úlohách testovány nejčastěji. Podobný trend nalezneme, i pokud bychom sledovali, kdy se danou úlohu naučila alespoň polovina jedinců (viz Obrázek 12). Zde však v úspěšnosti kognitivní performance ještěrkovití předčili scinkovitě.

Ze všech 85 druhů, zahrnutých v prostudovaných pracích a vymapovaných na Obrázku 13, bylo všech sedm kognitivních úloh (na numerické učení, prostorové učení, vizuální diskriminaci, reverzní učení, „problem-solving“, sociální učení a operantní podmiňování) testováno i následně prokázáno u želvy uhlířské (*Chelonoidis carbonarius*) a ještěrky italské (*Podarcis siculus*). Šest z těchto úloh dále u scinka *Eulamprus quoyii* a egernie *Egernia striolata*. V kontrastu s tím však žádný jedinec gekona (*Gekko japonicus*), scinka Gerrardova (*Cyclodomorphus gerrardii*) nebo leguána jamajského (*Cyclura collei*) testovanou kognitivní úlohu nevyřešil (viz Obrázek 14).

Zdali však míra kognitivních schopností souvisí s počtem neuronů, je vcelku diskutabilní. Průměrné počty neuronů zmíněné dále jsou vypočítané z dat Kverkové et al. (2022). V rámci ještěrů byli velmi úspěšní například varanovití, v průměru s okolo 45 336 500 neurony, což je zároveň největší množství z čeledí, kde byly kognitivní schopnosti testovány. Nicméně hned další v pořadí v počtu neuronů byli leguánovití (29 959 000) a čeleď Helodermatidae (23 681 000), jejichž zástupci však až na výjimky nebyli v daných úlohách (řešení problému a operantní podmiňování) příliš úspěšní. V rámci kognitivních úloh velmi často testovaná čeleď ještěrkovitých má poté v průměru jen 8 617 700, a podobně i scinkovití s 9 213 700. Tyto celkové počty neuronů u kognitivně úspěšných ještěrkovitých a scinkovitých se však příliš neliší od poměrně neúspěšné čeledi gekonovitých s 8 560 750 neurony (v úloze na operantní podmiňování). V případě želv je úspěšnost u čeledi želvovitých, emydovitých a batagurovitých vcelku vyrovnaná, nicméně počty neuronů se zde liší řádově – v pořadí 10 397 000, 14 845 000 a 17 058 500. Oproti tomu u hadů mají nejvíce neuronů nejméně úspěšní korálovcovití (8 663 000), hned však následovaní nejméně úspěšnými užovkovitými (8 013 500). Počty neuronů u poměrně kognitivně úspěšné skupiny krokodýlů (prostorové učení, reverzní učení, „problem-solving“ a operantní podmiňování) se poté pohybují okolo 81 535 000. U hadů nejsou tato data dostupná.

5. ZÁVĚR A DISKUZE

Od roku 2000, s viditelným nárůstem v roce 2012, je patrný zvyšující se zájem o studium kognice „plazů“. Tato práce kvalitativně prostudovala, jaké kognitivní schopnosti „plazů“ jsou nejvíce zkoumaným tématem. V návaznosti na to bylo kvantitativně zhodnoceno, zda jsou v nich konkrétní druhy či jedinci úspěšní. Zvolena byla dvě jednotlicí kritéria (alespoň jeden jedinec úspěšný a minimálně polovina úspěšná), často používaná při studiu kognice.

Nejčastějším typem testovaných kognitivních úloh u „plazů“ jsou jednoznačně ty zaměřené na diskriminační učení. Dále na prostorové učení, reverzní učení a řešení problému. Teprve následně na sociální učení a nejméně na numerické schopnosti. Operantní podmiňování je součástí téměř každé

z kognitivních úloh, jelikož bývá určitým předstupněm pro další testování (obvykle prostorové orientace nebo vizuální diskriminace). Nicméně cíleně se na něj zaměřujících prací je poměrně málo (13).

Z hlediska prostorového učení bylo u „plazů“ (vyjma skupiny hatérii) dokázáno, že jsou schopni aplikovat jak jednodušší orientační strategie (egocentrickou orientaci), tak i ty složitější (allocentrickou, idiotheticou i allotheticou orientaci) včetně nejkompexnější kognitivní mapy v případě mořských želv. Přičemž výslednou využitou strategií ovšem ovlivňuje přítomnost či absence lokálních a distálních nápověd. Nejčastěji se však ukazuje zapojení egocentrické navigace, cue learning, či použití kompasu.

Schopnost vizuální diskriminace byla testována v rámci všech skupin „plazů“ kromě krokodýlů. Přičemž jak u želv, ještěřů, hadů, tak i hatérii byla do určité míry prokázána dobrá kognitivní performance. Jedinci se v těchto případech zvládali naučit rozlišovat různé barvy, vzory i frekvenci blikajícího světla a případně si tuto naučenou schopnost posléze na delší dobu zapamatovat.

Na téma reverzních úloh, jak bylo výše zmíněno, se většina prací objevila až od roku 2010. V převážné většině reverzí se u všech skupin „plazů“ (s výjimkou netestovaných hatérii) s postupem času snižoval potřebný počet tréninků pro dosažení kritéria a stejně tak klesala i chybovost. I když většina autorů zmiňuje, že tyto výsledky ukazují na určitou behaviorální flexibilitu, je otázkou, jestli tomu do takové míry opravdu je. Jedinci tímto sice prokázali jistou kognitivní přizpůsobivost, nicméně počet potřebných pokusů zde byl poměrně vysoký a pohyboval se obvykle v řádu stovek (například 172 a 214 u želv *Mauremys reevesii*; Ishida & Papini, 1997). Což je výrazně více ve srovnání například s potkany, kteří pro reverzi potřebovali obvykle do 50 pokusů (Brushfield et al., 2008; Schrijver et al., 2004). V ojedinělých případech (ještěrky italské – Gavriilidi et al., 2022; želvy uhlířské – Bridgeman & Tattersall, 2019) se však u „plazů“ počty tréninků naopak zvyšovaly (viz kapitola 3.5.1. a 3.5.2.).

K „problem-solving“ úlohám je cíleně k dispozici opět vcelku malé množství publikací – konkrétně 13. Ve zbylých 19 pracích se totiž tyto úlohy objevují primárně jako jistý předstupeň pro studium dalších kognitivních schopností (vizuální diskriminace) a tedy ne jako cílená hlavní testovaná úloha. Nicméně díky jejich designu (zaměřeném na útěk z různých boxů, otevírání víček a podobné) většina jedinců želv, ještěřů, hadů i krokodýlů dokázala svou behaviorální flexibilitu prostřednictvím inhibiční kontroly, kterou pro vyřešení musela aplikovat. Právě úlohy na řešení problému byly dosud částečně využívány pro mezidruhové srovnání, zde je však obtížné nalézt sjednocující design. Například had totiž nedokáže otevírat válec s potravou stejným způsobem jako ještěř, a tak tyto výkony nelze vůbec tímto způsobem srovnávat.

Sociální učení bylo od roku 2010 (Wilkinson, Kuenstner, et al., 2010) dosud v omezené míře testované a částečně dokázané pouze u vybraných čeledí želv a ještěřů. Z toho důvodu bohužel není možné získané znalosti zobecnit na celý taxon „plazů“. Míra využívání sociálních informací je však podle prostudovaných publikací ovlivněna mnoha faktory, jako je náročnost úlohy a (zejména v případě ještěřů) například i teplota líhně, věk, hierarchie i prostředí, ve kterém živočich žije. Pro získání lepší představy o tom, jakým způsobem a v jakých situacích se jedinci rozhodnou sociální informaci využít, by bylo třeba obdobný design úloh otestovat i u dalších doposud netestovaných čeledí i skupin (krokodýli, hatérie a hadi).

Operantní podmiňování se ukázalo nejen jako poměrně spolehlivá metoda pro měření kognitivních schopností, ale i metoda prakticky využitelná pro výcvik těžko ovladatelných či dokonce nebezpečných

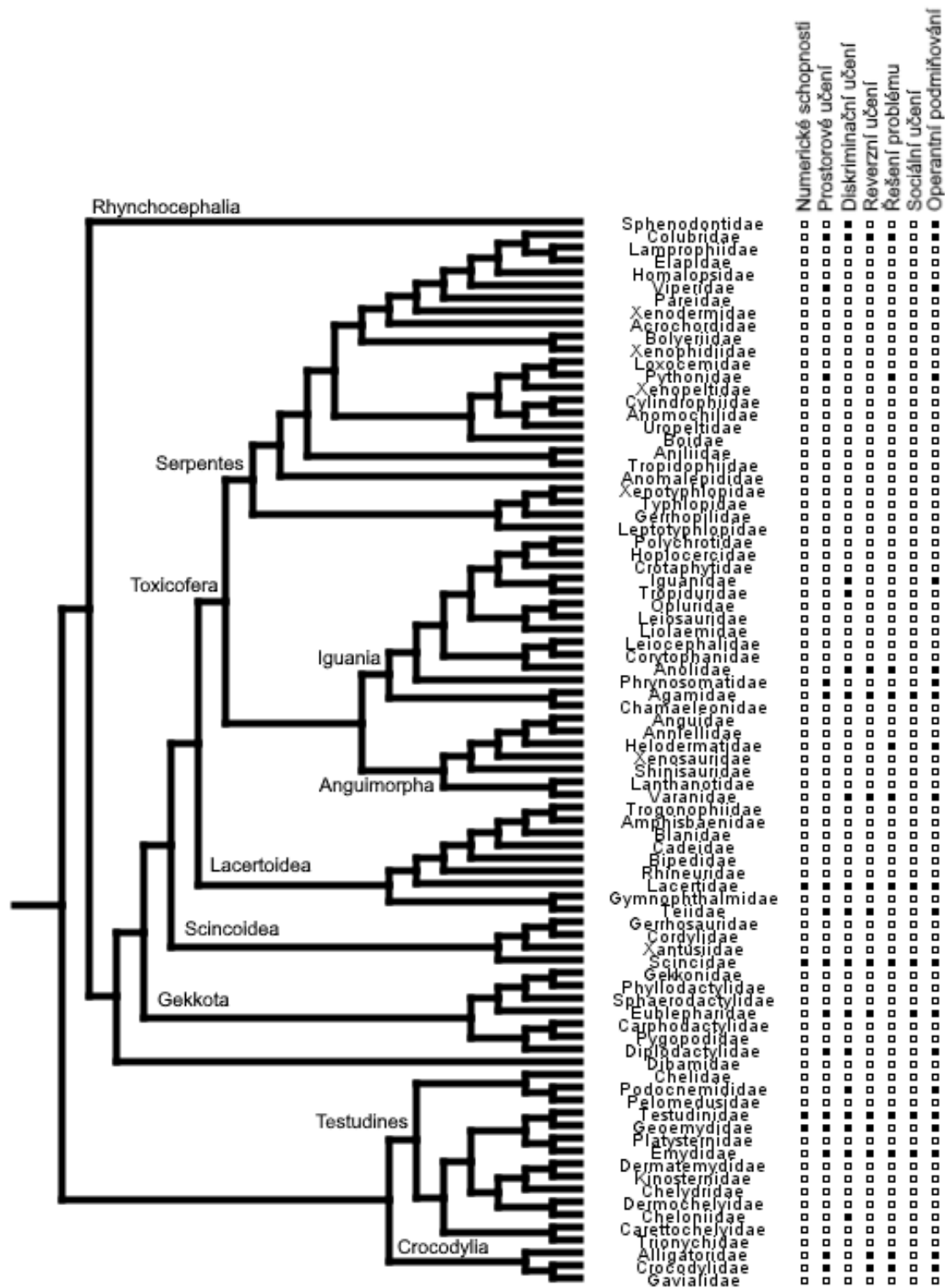
zvířat (např. želva obrovská – *Aldabrachelys gigantea*, krokodýl nilský – *Crocodylus niloticus*, ...). Ačkoliv se operantní podmiňování vyskytuje v pre-tréninku mnoha úloh, rychlost učení a individuální výkony v této fázi nebývají často zmiňovány či vztaženy k úspěšnosti v dalších fázích úlohy. A to i přesto, že operantní podmiňování je určitě jednou z nedílných složek kognitivní performance jedinců a možná odráží i celkový pohled na jejich inteligenci. Nicméně dalším možným vysvětlením, proč je dostupných publikací omezené množství může být to, že ne vše bylo doposud publikováno. Domnívám se totiž, že operantní podmiňování je jinak hojně využívané například i v zoo.

Numerické kompetence byly dodnes testovány pouze v rámci želv a ještěřů, přičemž obě zmíněné skupiny jsou nejspíš schopny aplikovat jednodušší numerické schopnosti. Konkrétně relativní posuzování početnosti a u želv potencionálně i subitizing. Obecně však nejsou schopni pravého počítání (na rozdíl od člověka a primátů). Obě tyto domněnky by však bylo třeba ještě dále ověřit. U ještěřů bylo navíc ukázáno na určité limitace, jelikož již při posuzování nízkých poměrů mezi dvěma prvky měli někteří jedinci určité problémy a relativně nízkou úspěšnost. Pro získání lepší představy o numerických kompetencích by bylo třeba obdobným způsobem otestovat i další z dosud nezkoumaných čeledí i skupin (krokodýli, hatérie, hadi).

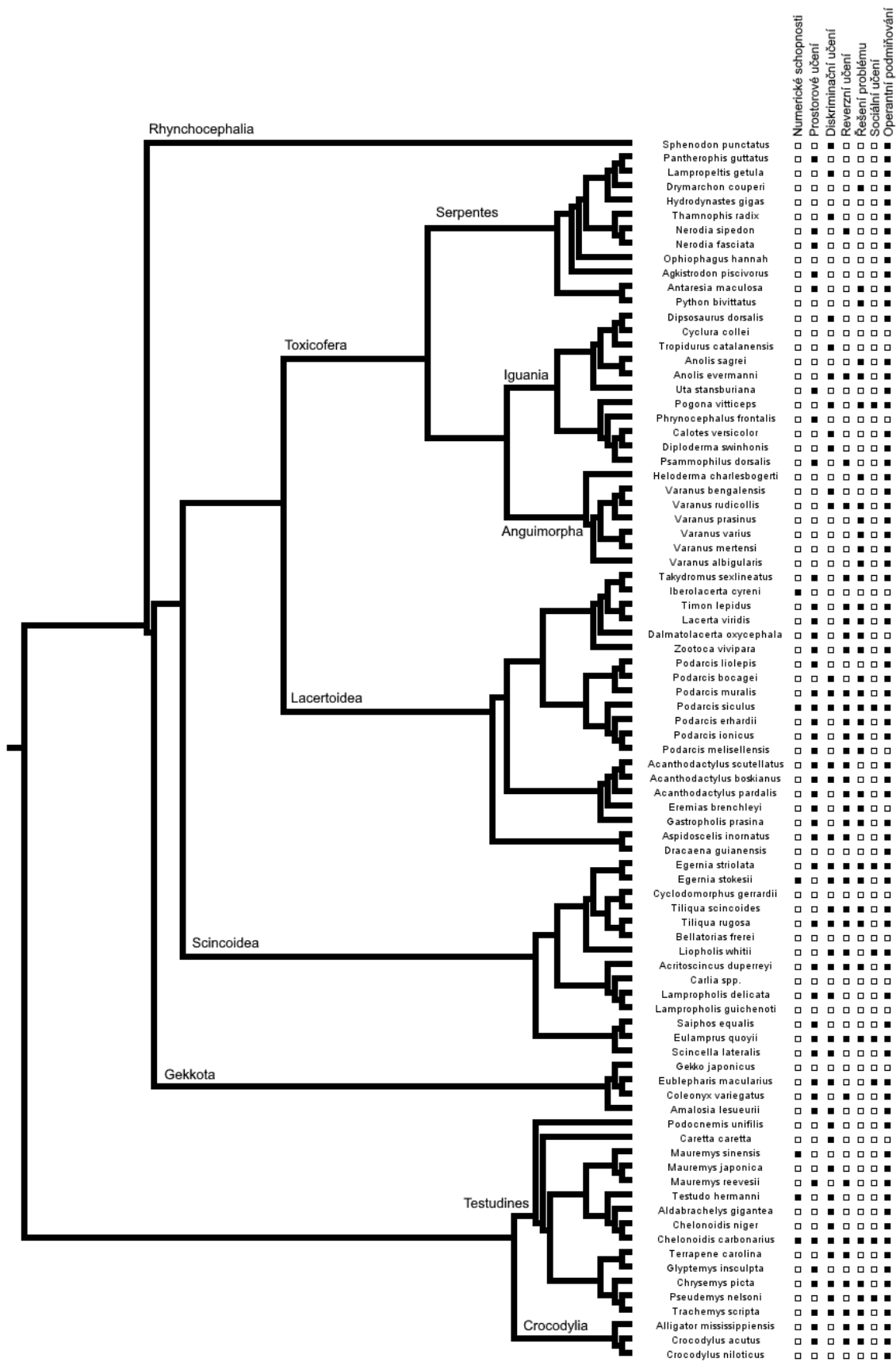
Ze všech dostupných prací je obecně patrné, že u „plazů“ se využívá celé škály preferovaných situací jako akceptovaný typ odměny (například potrava, přístup k vodě, ukrytí se). Motivovatelnost jedinců je tak jedním ze zásadních problémů studia kognice. Dalším problémem často bývá malý počet jedinců testovaných na poměrně velký počet faktorů. Jen v některých případech je spolu s narůstajícím počtem faktorů testován i navýšený počet jedinců.

V mnoha pracích je také zmiňována velká individuální variabilita studovaných schopností, a to i u jednoho druhu. Počet úspěšných jedinců v dané kognitivní úloze se navíc liší i mezi příbuznými čeleděmi. Z toho důvodu by pro lepší představu a srovnání bylo do budoucna třeba otestovat, zda je opravdu možné dokázané kognitivní schopnosti platné v rámci celé čeledi případně zgeneralizovat na celý vyšší taxon, či pouze na některé jeho vybrané skupiny. Dalším problémem je, že širší spektrum kognitivních schopností bylo testováno pouze u vybraných čeledí a konkrétních druhů. Širší taxonomické pokrytí je v rámci „plazů“ nedostatečné (viz Obrázek 13).

Pro mezidruhové srovnání na široké taxonomické škále by mohly být vhodné úlohy zaměřené na vizuální diskriminaci. Zde by však bylo třeba sjednotit metodiku, jelikož nynější způsob testování je zde napříč všemi skupinami vcelku odlišný. Zatímco například u ještěřů a želv jedinci rozlišují mezi různobarevnými kartičkami či předměty, u hadů se jedná o svítící tlačítko. Další možnost pro mezidruhové srovnání by poté mohly poskytnout navazující reverzní úlohy. V těch by však bylo opět třeba sjednotit způsob testování (například typ podnětů, kritéria naučení a počet testovaných reverzí). Podobně by bylo možné pro srovnání využít i úlohy na operantní podmiňování s následnou extinkcí. Nicméně vyhasínání naučeného chování nebylo dosud v návaznosti na tyto úlohy téměř vůbec testováno. Méně vhodné by poté byly úlohy na prostorové učení a numerické kompetence, kdy různé skupiny „plazů“ buď aplikují odlišné typy orientace, anebo se naopak v druhém případě nemusí všechny zvládnout naučit dané numerické pravidlo.



Obrázek 13 Veškeré existující čeledi „plazů“ vymapované pomocí programu Mesquite s vyobrazenou prezencí či absencí dané kognitivní schopnosti. Vyplněný čtverec zobrazuje alespoň jednoho jedince, který se daný typ sledované úlohy naučil, v ostatních případech zde nebyla daná schopnost testována či ani jeden zástupce dané čeledi nebyl úspěšný. Pozice želv (Testudines) je zde zobrazena podle Frýdlové et al. (2020), přičemž jejich i fylogeneze dalších skupin dle Pan et al. (2021), Pyron et al. (2013), Thomson et al. (2021) a Tonini et al. (2016). Vzájemné vztahy mezi skupinami jsou zde zachovány, nicméně délka jednotlivých větví zde není zohledněna.



Obrázek 14 Všechny testované druhy „plazů“, z celkem 130 nalezených prostudovaných prací, vypapované pomocí programu Mesquite s vyobrazenou prezencí či absencí dané kognitivní schopnosti. Vyplněný čtverec zobrazuje alespoň jednoho jedince, který se daný typ sledované úlohy naučil, v ostatních případech zde nebyl ani jeden představitel druhu úspěšný či zde nebyla daná schopnost vůbec testována. Pozice želv (Testudines) je zde zobrazena podle Frýdlové et al. (2020), přičemž jejich i fylogeneze dalších skupin dle Pan et al. (2021), Pyron et al. (2013), Thomson et al. (2021) a Tonini et al. (2016). Vzájemné vztahy mezi skupinami jsou zde zachovány, nicméně délka jednotlivých větví zde není zohledněna.

6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Abayarathna, T., & Webb, J. K. (2020). Effects of incubation temperatures on learning abilities of hatchling velvet geckos. *Animal Cognition*, 23(4), 613–620. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01365-4>
- Abramson, J. Z., Hernández-Lloreda, V., Call, J., & Colmenares, F. (2011). Relative quantity judgments in South American sea lions (*Otaria flavescens*). *Animal Cognition*, 14(5), 695–706. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0404-7>
- Agrillo, C., & Bisazza, A. (2014). Spontaneous versus trained numerical abilities. A comparison between the two main tools to study numerical competence in non-human animals. *Journal of Neuroscience Methods*, 234, 82–91. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2014.04.027>
- Avens, L., & Lohmann, K. J. (2003). Use of multiple orientation cues by juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Journal of Experimental Biology*, 206(23), 4317–4325. <https://doi.org/10.1242/jeb.00657>
- Batabyal, A., & Thaker, M. (2019). Lizards from suburban areas learn faster to stay safe. *Biology Letters*, 15(2), 20190009. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0009>
- Batty, E. R., Bloomfield, L. L., Spetch, M. L., & Sturdy, C. B. (2009). Comparing black-capped (*Poecile atricapillus*) and mountain chickadees (*Poecile gambeli*): Use of geometric and featural information in a spatial orientation task. *Animal Cognition*, 12(4), 633–641. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0222-3>
- Beltrán, I., Loiseleur, R., Durand, V., & Whiting, M. J. (2020). Effects of early thermal environment on the behavior and learning of a lizard with bimodal reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(6), 73. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02849-6>
- Bisazza, A., Agrillo, C., & Lucon-Xiccato, T. (2014). Extensive training extends numerical abilities of guppies. *Animal Cognition*, 17(6), 1413–1419. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0759-7>
- Blau, A., & Powers, A. S. (1989). Discrimination learning in turtles after lesions of the dorsal cortex or basal forebrain. *Psychobiology*, 17(4), 445–449. <https://doi.org/10.3758/BF03337806>
- Bowmaker, J. K. (1998). Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye*, 12(3), 541–547. <https://doi.org/10.1038/eye.1998.143>
- Bridgeman, J. M., & Tattersall, G. J. (2019). Tortoises develop and overcome position biases in a reversal learning task. *Animal Cognition*, 22(2), 265–275. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01243-8>
- Brosigole, L. (1976). Heat training in the box turtle (*Terrapene Carolina*). *Bulletin of the Psychonomic Society*, 8(4), 339–340. <https://doi.org/10.3758/BF03335159>
- Brushfield, A. M., Luu, T. T., Callahan, B. D., & Gilbert, P. E. (2008). A comparison of discrimination and reversal learning for olfactory and visual stimuli in aged rats. *Behavioral Neuroscience*, 122(1), 54–62. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.122.1.54>
- Burghardt, G. M. (1977). *Learning processes in reptiles*. 2, 175–196.
- Burghardt, G. M. (2013). Environmental enrichment and cognitive complexity in reptiles and amphibians: Concepts, review, and implications for captive populations. *Applied Animal Behaviour Science*, 147(3–4), 286–298. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2013.04.013>
- Cacchione, T., & Krist, H. (2004). Recognizing Impossible Object Relations: Intuitions About Support in Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 118(2), 140–148. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.2.140>
- Carazo, P., Fernández-Perea, R., & Font, E. (2012). Quantity Estimation Based on Numerical Cues in the Mealworm Beetle (*Tenebrio molitor*). *Frontiers in Psychology*, 3. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00502>
- Carazo, P., Noble, D. W. A., Chandrasoma, D., & Whiting, M. J. (2014). Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1782), 20133275. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3275>
- Casteel, D. B. (1911). The discriminative ability of the painted turtle. *Journal of Animal Behavior*, 1(1), 1–28. <https://doi.org/10.1037/h0070720>
- Cheke, L. G., Bird, C. D., & Clayton, N. S. (2011). Tool-use and instrumental learning in the Eurasian jay (*Garrulus glandarius*). *Animal Cognition*, 14(3), 441–455. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0379-4>
- Chiandetti, C., & Vallortigara, G. (2007). Is there an innate geometric module? Effects of experience with angular geometric cues on spatial re-orientation based on the shape of the environment. *Animal Cognition*, 11(1), 139–146. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0099-y>
- Chiandetti, C., & Vallortigara, G. (2010). Experience and geometry: Controlled-rearing studies with chicks. *Animal Cognition*, 13(3), 463–470. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0297-x>
- Chiari, Y., Cahais, V., Galtier, N., & Delsuc, F. (2012). Phylogenomic analyses support the position of turtles as the sister group of birds and crocodiles (Archosauria). *BMC Biology*, 10(1), 65. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-65>
- Chiszar, D., Walters, A., Urbaniak, J., Smith, H. M., & Mackessy, S. P. (1999). Discrimination between Envenomated and Nonenvenomated Prey by Western Diamondback Rattlesnakes (*Crotalus atrox*): Chemosensory Consequences of Venom. *Copeia*, 3, 640–648. <https://doi.org/10.2307/1447596>
- Cooper, T. L., Zabinski, C. L., Adams, E. J., Berry, S. M., Pardo-Sanchez, J., Reinhardt, E. M., Roberts, K. M., Watzek, J., Brosnan, S. F., Hill, R. L., Weigel, E. G., & Mendelson, J. R. (2020). Long-term Memory of a Complex Foraging Task in Monitor Lizards (Reptilia: Squamata: Varanidae). *Journal of Herpetology*, 54(3), 378–383. <https://doi.org/10.1670/19-122>

- Cooper, T., Liew, A., Andrie, G., Cafritz, E., Dallas, H., Niesen, T., Slater, E., Stockert, J., Vold, T., Young, M., & Mendelson, J. (2019). Latency in Problem Solving as Evidence for Learning in Varanid and Helodermatid Lizards, with Comments on Foraging Techniques. *Copeia*, *107*(1), 78–84. <https://doi.org/10.1643/CH-18-119>
- d’Ettorre, P., Meunier, P., Simonelli, P., & Call, J. (2021). Quantitative cognition in carpenter ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *75*(5), 86. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03020-5>
- Damas-Moreira, I., Oliveira, D., Santos, J. L., Riley, J. L., Harris, D. J., & Whiting, M. J. (2018). Learning from others: An invasive lizard uses social information from both conspecifics and heterospecifics. *Biology Letters*, *14*(10), 20180532. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0532>
- Davidson, R. S. (1966). Operant stimulus control applied to maze behavior: Heat escape conditioning and Discrimination reversal in *Alligator Mississippiensis*. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *9*(6), 671–676.
- Davis, H., & Pérusse, R. (1988). Numerical competence in animals: Definitional issues, current evidence, and a new research agenda. *Behavioral and Brain Sciences*, *11*(4), 561–579. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00053437>
- Davis, K. M., & Burghardt, G. M. (2007). Training and long-term memory of a novel food acquisition task in a turtle (*Pseudemys nelsoni*). *Behavioural Processes*, *75*(2), 225–230. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2007.02.021>
- Davis, K. M., & Burghardt, G. M. (2011). Turtles (*Pseudemys nelsoni*) learn about visual cues indicating food from experienced turtles. *Journal of Comparative Psychology*, *125*(4), 404–410. <https://doi.org/10.1037/a0024784>
- Davis, K. M., & Burghardt, G. M. (2012). Long-term retention of visual tasks by two species of emydid turtles, *Pseudemys nelsoni* and *Trachemys scripta*. *Journal of Comparative Psychology*, *126*(3), 213–223. <https://doi.org/10.1037/a0027827>
- Day, L. B., Crews, D., & Wilczynski, W. (1999). Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal Behaviour*, *57*(2), 393–407. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1007>
- Day, L. B., Crews, D., & Wilczynski, W. (2001). Effects of medial and dorsal cortex lesions on spatial memory in lizards. *Behavioural Brain Research*, *118*(1), 27–42. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(00\)00308-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(00)00308-9)
- Day, L. B., Ismail, N., & Wilczynski, W. (2003). Use of Position and Feature Cues in Discrimination Learning by the Whiptail Lizard (*Cnemidophorus inornatus*). *Journal of Comparative Psychology*, *117*(4), 440–448. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.117.4.440>
- De Meester, G., & Baeckens, S. (2021). Reinstating reptiles: From clueless creatures to esteemed models of cognitive biology. *Behaviour*, *158*(12–13), 1057–1076. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003718>
- De Meester, G., Pafilis, P., & Van Damme, R. (2022). Bold and bright: Shy and supple? The effect of habitat type on personality–cognition covariance in the Aegean wall lizard (*Podarcis erhardii*). *Animal Cognition*, *25*(4), 745–767. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01587-0>
- De Meester, G., Pafilis, P., Vasilakis, G., & Van Damme, R. (2022). Exploration and spatial cognition show long-term repeatability but no heritability in the Aegean wall lizard. *Animal Behaviour*, *190*, 167–185. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.06.007>
- De Meester, G., Van Linden, L., Torfs, J., Pafilis, P., Šunje, E., Steenssens, D., Zulčić, T., Salsalos, A., & Van Damme, R. (2022). Learning with lacertids: Studying the link between ecology and cognition within a comparative framework. *Evolution*, *76*(11), 2531–2552. <https://doi.org/10.1111/evo.14618>
- de Queiroz, K. (2022). The Correct Name for the Taxon Ranked as a Family Containing the Genus *Anolis* under Rank-based Nomenclature and the Author of the Name *Anolis loysiana*. *Herpetological Review*, *53*(3), 418–420.
- Deitz, A. R. (1984). *Operant Conditioning in the Water Snake (Nerodia sipedon)*. Eastern Illinois University.
- Diamond, A. (2013). Executive Functions. *Annual Review of Psychology*, *64*(1), 135–168. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-113011-143750>
- Eichenbaum, H. (2017). The role of the hippocampus in navigation is memory. *Journal of Neurophysiology*, *117*(4), 1785–1796. <https://doi.org/10.1152/jn.00005.2017>
- Emer, S. A., Mora, C. V., Harvey, M. T., & Grace, M. S. (2015). Predators in training: Operant conditioning of novel behavior in wild Burmese pythons (*Python molurus bivittatus*). *Animal Cognition*, *18*(1), 269–278. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0797-1>
- Foà, A., Basaglia, F., Beltrami, G., Carnacina, M., Moretto, E., & Bertolucci, C. (2009). Orientation of lizards in a Morris water-maze: Roles of the sun compass and the parietal eye. *Journal of Experimental Biology*, *212*(18), 2918–2924. <https://doi.org/10.1242/jeb.032987>
- Font, E. (2019). Rapid learning of a spatial memory task in a lacertid lizard (*Podarcis liolepis*). *Behavioural Processes*, *169*, 103963. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.103963>
- Freedberg, S., Ewert, M. A., Ridenhour, B. J., Neiman, M., & Nelson, C. E. (2005). Nesting fidelity and molecular evidence for natal homing in the freshwater turtle, *Graptemys kohnii*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1570), 1345–1350. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3080>
- Friesen, R. R. (2017). *Spatial Learning of Shelter Locations and Associative Learning of a Foraging Task in the Cottonmouth, (Agkistrodon Piscivorus)*. Michigan State University.
- Frydlová, P., Mrzilková, J., Šeremeta, M., Křemen, J., Dudák, J., Žemlička, J., Minnich, B., Kverková, K., Němec, P., Zach, P., & Frynta, D. (2020). Determinate growth is predominant and likely ancestral in squamate reptiles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *287*(1941), 20202737. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2737>
- Fu, M., Chen, S., He, Z., Jie, Z., & Bi, J. (2017). Behavior of *Phrynocephalus frontalis* to Avoid Traps. *Asian Herpetological Research*, *8*(1), 55–60.

- Gaalema, D. E. (2011). Visual discrimination and reversal learning in rough-necked monitor lizards (*Varanus rudicollis*). *Journal of Comparative Psychology*, *125*(2), 246–249. <https://doi.org/10.1037/a0023148>
- Gaalema, D. E., & Benboe, D. (2008). Positive Reinforcement Training of Aldabra Tortoises (*Geochelone gigantea*) at Zoo Atlanta. *Herpetological Review*, *39*(3), 331–334.
- Gallistel, C. R. (1989). Animal cognition: The representation of space, time and number. *Annual review of psychology*, *40*(1), 155–189. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.40.020189.001103>
- Garland, A., Low, J., & Burns, K. C. (2012). Large quantity discrimination by North Island robins (*Petroica longipes*). *Animal Cognition*, *15*(6), 1129–1140. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0537-3>
- Gauthier, J., Kluge, A. G., & Rowe, T. (1988). Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, *4*(2), 105–209. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1988.tb00514.x>
- Gavriilidi, I., Baeckens, S., De Meester, G., Van Linden, L., & Van Damme, R. (2022). The gullible genius: Fast learners fall for fake news. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *76*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03122-0>
- Gazzola, A., Vallortigara, G., & Pellitteri-Rosa, D. (2018). Continuous and discrete quantity discrimination in tortoises. *Biology Letters*, *14*(12), 20180649. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0649>
- Gelman, R., & Gallistel, C. R. (1986). *The child's understanding of number*. Harvard University Press.
- Gossette, R. L., & Hombach, A. (1969). Successive Discrimination Reversal (SDR) Performances of American Alligators and American Crocodiles on a Spatial Task. *Perceptual and Motor Skills*, *28*(1), 63–67. <https://doi.org/10.2466/pms.1969.28.1.63>
- Greis, L. M., Ringler, E., Whiting, M. J., & Szabo, B. (2022). Lizards lack speed-accuracy trade-offs in a quantitative foraging task when unable to sample the reward. *Behavioural Processes*, *202*, 104749. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2022.104749>
- Grisham, W., & Powers, A. S. (1989). Function of the dorsal and medial cortex of turtles in learning. *Behavioral Neuroscience*, *103*(5), 991–997. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.103.5.991>
- Gutnick, T., Weissenbacher, A., & Kuba, M. J. (2020). The underestimated giants: Operant conditioning, visual discrimination and long-term memory in giant tortoises. *Animal Cognition*, *23*(1), 159–167. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01326-6>
- Hanus, D., & Call, J. (2007). Discrete quantity judgments in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*): The effect of presenting whole sets versus item-by-item. *Journal of Comparative Psychology*, *121*(3), 241–249. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.121.3.241>
- *Hellmuth, H., Augustine, L., Watkins, B., & Hope, K. (2012). Using Operant Conditioning and Desensitization to Facilitate Veterinary Care with Captive Reptiles. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*, *15*(3), 425–443. <https://doi.org/10.1016/j.cvex.2012.06.003>
- Hollender, E. C., Ligon, D. B., & McKnight, D. T. (2022). Learned avoidance of trap locations in freshwater turtles. *Wildlife Research*. <https://doi.org/10.1071/WR21061>
- Holtzman, D. A., Harris, T. W., Aranguren, G., & Bostock, E. (1999). Spatial learning of an escape task by young corn snakes, *Elaphe guttata guttata*. *Animal Behaviour*, *57*(1), 51–60. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0971>
- Huxley, T. H. (1864). *Lectures on the elements of comparative anatomy*. J. Churchill and Sons. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4164>
- Ishida, M., & Papini, M. R. (1997). Massed trial Overtraining Effects on Extinction and Reversal Performance in Turtles (*Geoclemys reevesii*). *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *50*(1), 1–16. <https://doi.org/10.1080/027249997393619>
- Jacobs, L. F. (2003). The Evolution of the Cognitive Map. *Brain, Behavior and Evolution*, *62*(2), 128–139. <https://doi.org/10.1159/000072443>
- Kar, F., Whiting, M. J., & Noble, D. W. A. (2017). Dominance and social information use in a lizard. *Animal Cognition*, *20*(5), 805–812. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1101-y>
- Kirkish, P. M., Fobes, J. L., & Richardson, A. M. (1979). Spatial reversal learning in the lizard *Coleonyx variegatus*. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *13*(4), 265–267. <https://doi.org/10.3758/BF03335078>
- Kis, A., Huber, L., & Wilkinson, A. (2015). Social learning by imitation in a reptile (*Pogona vitticeps*). *Animal Cognition*, *18*(1), 325–331. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0803-7>
- Kleinginna, P. R. (1970). Operant conditioning in the indigo snake. *Psychonomic Science*, *18*(1), 53–55. <https://doi.org/10.3758/BF03332330>
- Kleinginna, P. R., & Seamens, J. (1980). Discrimination in the Eastern Kingsnake *Lampropeltis Getulus Getulus*. *The Journal of General Psychology*, *102*(1), 153–154. <https://doi.org/10.1080/00221309.1980.9920974>
- Ko, Y.-W., Liao, C.-P., Clark, R. W., Hsu, J.-Y., Tseng, H.-Y., & Huang, W.-S. (2020). Aposematic coloration of prey enhances memory retention in an agamid lizard. *Animal Behaviour*, *161*, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.12.015>
- Kundey, S. M. A. (2021). Use of features and geometry in leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Behavioural Processes*, *188*, 104412. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104412>
- Kverková, K., Marhounová, L., Polonyiová, A., Kocourek, M., Zhang, Y., Olkowicz, S., Straková, B., Pavelková, Z., Vodička, R., Frynta, D., & Němec, P. (2022). The evolution of brain neuron numbers in amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(11), e2121624119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2121624119>
- LaDage, L. D., Roth, T. C., Cerjanic, A. M., Sinervo, B., & Pravosudov, V. V. (2012). Spatial memory: Are lizards really deficient? *Biology Letters*, *8*(6), 939–941. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0527>
- Landová, E., Musilová, V., Polák, J., Sedláčková, K., & Frynta, D. (2016). Antipredatory reaction of the leopard gecko *Eublepharis macularius* to snake predators. *Current Zoology*, *62*(5), 439–450. <https://doi.org/10.1093/cz/zow050>

- Lin, F.-C., Whiting, M. J., Hsieh, M.-Y., Shaner, P.-J. L., & Lin, S.-M. (2021). Superior continuous quantity discrimination in a freshwater turtle. *Frontiers in Zoology*, 18(1), 49. <https://doi.org/10.1186/s12983-021-00431-y>
- Lohmann, K. J. (1991). Magnetic Orientation By Hatchling Loggerhead Sea Turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Experimental Biology*, 155(1), 37–49. <https://doi.org/10.1242/jeb.155.1.37>
- Lohmann, K. J., & Lohmann, C. M. F. (1996a). Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature*, 380, 59–61.
- Lohmann, K. J., & Lohmann, C. M. F. (1996b). Orientation and Open-Sea Navigation in Sea Turtles. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 73–81. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.73>
- Loop, M. S. (1976). Auto-Shaping: A Simple Technique for Teaching a Lizard to Perform a Visual Discrimination Task. *Copeia*, 1976(3), 574–576. <https://doi.org/10.2307/1443377>
- López, J. C., Rodríguez, F., Gómez, Y., Vargas, J. P., Broglio, C., & Salas, C. (2000). Place and cue learning in turtles. *Animal Learning & Behavior*, 28(4), 360–372. <https://doi.org/10.3758/BF03200270>
- López, J. C., Vargas, J. P., Gómez, Y., & Salas, C. (2003). Spatial and non-spatial learning in turtles: The role of medial cortex. *Behavioural Brain Research*, 143(2), 109–120. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(03\)00030-5](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(03)00030-5)
- Lyson, T. R., Sperling, E. A., Heimberg, A. M., Gauthier, J. A., King, B. L., & Peterson, K. J. (2012). MicroRNAs support a turtle + lizard clade. *Biology Letters*, 8(1), 104–107. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0477>
- Manning, A., & Dawkins, M. S. (2012). *An introduction to animal behaviour* (6. ed). Cambridge University Press.
- Manrod, J. D., Hartdegen, R., & Burghardt, G. M. (2008). Rapid solving of a problem apparatus by juvenile black-throated monitor lizards (*Varanus albigularis albigularis*). *Animal Cognition*, 11(2), 267–273. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0109-0>
- Matsubara, S., Deeming, D. C., & Wilkinson, A. (2017). Cold-blooded cognition: New directions in reptile cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 16, 126–130. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.06.006>
- Michalik, A., Alert, B., Engels, S., Lefeldt, N., & Mouritsen, H. (2014). Star compass learning: How long does it take? *Journal of Ornithology*, 155(1), 225–234. <https://doi.org/10.1007/s10336-013-1004-x>
- Miletto Petrazzini, M. E., Bertolucci, C., & Foà, A. (2018). Quantity Discrimination in Trained Lizards (*Podarcis sicula*). *Frontiers in Psychology*, 9, 274. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00274>
- Miletto Petrazzini, M. E., Fraccaroli, I., Gariboldi, F., Agrillo, C., Bisazza, A., Bertolucci, C., & Foà, A. (2017). Quantitative abilities in a reptile (*Podarcis sicula*). *Biology Letters*, 13(4), 20160899. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0899>
- Moghaddam, M., & Bures, J. (1996). Contribution of egocentric spatial memory to place navigation of rats in the Morris water maze. *Behavioural Brain Research*, 78(2), 121–129. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(95\)00240-5](https://doi.org/10.1016/0166-4328(95)00240-5)
- Mueller-Paul, J., Wilkinson, A., Hall, G., & Huber, L. (2012). Radial-arm-maze behavior of the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, 126(3), 305–317. <https://doi.org/10.1037/a0026881>
- Munch, K. L., Noble, D. W. A., Botterill-James, T., Koolhof, I. S., Halliwell, B., Wapstra, E., & While, G. M. (2018). Maternal effects impact decision-making in a viviparous lizard. *Biology Letters*, 14(4), 20170556. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0556>
- Munch, K. L., Noble, D. W. A., Wapstra, E., & While, G. M. (2018). Mate familiarity and social learning in a monogamous lizard. *Oecologia*, 188(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4153-z>
- Noble, D. W. A., Byrne, R. W., & Whiting, M. J. (2014). Age-dependent social learning in a lizard. *Biology Letters*, 10(7), 20140430. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0430>
- Noble, D. W. A., Carazo, P., & Whiting, M. J. (2012). Learning outdoors: Male lizards show flexible spatial learning under semi-natural conditions. *Biology Letters*, 8(6), 946–948. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0813>
- Nomura, S., & Gunji, Y.-P. (2000). Autonomous choice in the learning process of a turtle *Chinemys reevesii*. *BioSystems*, 56(1), 33–42. [https://doi.org/10.1016/S0303-2647\(00\)00069-1](https://doi.org/10.1016/S0303-2647(00)00069-1)
- Northcutt, R. G. (2013). Variation in Reptilian Brains and Cognition. *Brain, Behavior and Evolution*, 82(1), 45–54. <https://doi.org/10.1159/000351996>
- O’Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, 34(1), 171–175. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(71\)90358-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(71)90358-1)
- Owens, D., Commuzzie, D. C., & Grassman, M. (1986). Chemoreception in the Homing and Orientation Behavior of Amphibians and Reptiles, with Special Reference to Sea Turtles. D. Duvall, D. Müller-Schwarze, & R. M. Silverstein (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates 4* (pp. 341–355). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2235-1_25
- Pan, T., Miao, J.-S., Zhang, H.-B., Yan, P., Lee, P.-S., Jiang, X.-Y., Ouyang, J.-H., Deng, Y.-P., Zhang, B.-W., & Wu, X.-B. (2021). Near-complete phylogeny of extant Crocodylia (Reptilia) using mitogenome-based data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(4), 1075–1089. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa074>
- Papi, F., Luschi, P., Åkesson, S., Capogrossi, S., & Hays, G. C. (2000). Open-Sea Migration of Magnetically Disturbed Sea Turtles. *Journal of Experimental Biology*, 203(22), 3435–3443. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.22.3435>
- Parra-Barrero, E., Vijayabaskaran, S., Seabrook, E., Wiskott, L., & Cheng, S. (2023). *A Map of Spatial Navigation for Neuroscience* [Preprint]. Open Science Framework. <https://doi.org/10.31219/osf.io/a86gq>
- Paulissen, M. A. (2008). Spatial learning in the little brown skink, *Scincella lateralis*: The importance of experience. *Animal Behaviour*, 76(1), 135–141. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.12.017>
- Paulissen, M. A. (2014). The role of visual cues in learning escape behaviour in the little brown skink (*Scincella lateralis*). *Behaviour*, 151(14), 2015–2028. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003228>

- Pérez i de Lanuza, G., Ábalos, J., Bartolomé, A., & Font, E. (2018). Through the eye of a lizard: Hue discrimination in a lizard with ventral polymorphic coloration. *Journal of Experimental Biology*, 221(5), jeb.169565. <https://doi.org/10.1242/jeb.169565>
- Pettit, L., Ward-Fear, G., & Shine, R. (2021). Invasion of cane toads (*Rhinella marina*) affects the problem-solving performance of vulnerable predators (monitor lizards, *Varanus varius*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(2), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02978-6>
- Polonyiová, A.. *Kognitivní schopnosti plazů a metody jejich výzkumu*. 2018. Bakalářská práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Němec, Pavel.
- Pyron, R., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 1–54. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>
- Recio, P., Rodríguez-Ruiz, G., López, P., & Martín, J. (2021). Prey quantity discrimination and social experience affect foraging decisions of rock lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(2), 1–8. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02979-5>
- Reiner, A. J., & Powers, A. S. (1978). Intensity and pattern discrimination in turtles after lesions of nucleus rotundus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92(6), 1156–1168. <https://doi.org/10.1037/h0077521>
- Reiner, A., & Powers, A. S. (1980). The effects of extensive forebrain lesions on visual discriminative performance in turtles (*Chrysemys picta picta*). *Brain Research*, 192(2), 327–337. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(80\)90887-2](https://doi.org/10.1016/0006-8993(80)90887-2)
- Reiner, A., & Powers, A. S. (1983). The effects of lesions of telencephalic visual structures on visual discriminative performance in turtles (*Chrysemys picta picta*). *The Journal of Comparative Neurology*, 218(1), 1–24. <https://doi.org/10.1002/cne.902180102>
- Riley, J. L., Kűchler, A., Damasio, T., Noble, D. W. A., Byrne, R. W., & Whiting, M. J. (2018). Learning ability is unaffected by isolation rearing in a family-living lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(2), 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2435-9>
- Rodrigues, A. V., & Kohlsdorf, T. (2019). Learning skills in *Tropidurus* lizards are associated with territory harshness. *Journal of Zoology*, 309(4), 250–258. <https://doi.org/10.1111/jzo.12721>
- Roth, T. C., Krochmal, A. R., & LaDage, L. D. (2019). Reptilian Cognition: A More Complex Picture via Integration of Neurological Mechanisms, Behavioral Constraints, and Evolutionary Context. *BioEssays*, 41(8), 1900033. <https://doi.org/10.1002/bies.201900033>
- Russell, A. P., Bauer, A. M., & Johnson, M. K. (2005). Migration in amphibians and reptiles: An overview of patterns and orientation mechanisms in relation to life history strategies. *Migration of Organisms: Climate Geography Ecology*, 151–203.
- Schrijver, N. C. A., Pallier, P. N., Brown, V. J., & Würbel, H. (2004). Double dissociation of social and environmental stimulation on spatial learning and reversal learning in rats. *Behavioural Brain Research*, 152(2), 307–314. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2003.10.016>
- Semhan, R. V., Halloy, M., & Montero, R. (2010). Chemical Prey Discrimination of Termites in *Amphisbaena heterozonata* (Reptilia: Squamata): A Learned Trait? *Journal of Herpetology*, 44(3), 489–492. <https://doi.org/10.1670/09-062.1>
- Shanbhag, B., Ammann, V., & Saidapur, S. (2010). Associative learning in hatchlings of the lizard *Calotes versicolor*: Taste and colour discrimination. *Amphibia-Reptilia*, 31(4), 475–481. <https://doi.org/10.1163/017353710X518432>
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior* (2. ed). Oxford University Press.
- Simpson, J., & O'Hara, S. J. (2019). Gaze following in an asocial reptile (*Eublepharis macularius*). *Animal Cognition*, 22(2), 145–152. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1230-y>
- Siviter, H., Deeming, D. C., Van Giezen, M. F. T., & Wilkinson, A. (2017). Incubation environment impacts the social cognition of adult lizards. *Royal Society Open Science*, 4(11), 170742. <https://doi.org/10.1098/rsos.170742>
- Skinner, B. F. (1965). *Science and human behavior* (First Free Press Paperback edition). The Free Press.
- Soldati, F., Burman, O. H. P., John, E. A., Pike, T. W., & Wilkinson, A. (2017). Long-term memory of relative reward values. *Biology Letters*, 13(2), 20160853. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0853>
- Sotelo, M. I., Alcalá, J. A., Bingman, V. P., & Muzio, R. N. (2020). On the transfer of spatial learning between geometrically different shaped environments in the terrestrial toad, *Rhinella arenarum*. *Animal Cognition*, 23(1), 55–70. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01315-9>
- Southwood, A., & Avens, L. (2010). Physiological, behavioral, and ecological aspects of migration in reptiles. *Journal of Comparative Physiology B*, 180(1), 1–23. <https://doi.org/10.1007/s00360-009-0415-8>
- Spigel, I. M. (1963). Running speed and intermediate brightness discrimination in the fresh water turtle (*Chrysemys*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 56(5), 924–928. <https://doi.org/10.1037/h0045892>
- Stancher, G., Rugani, R., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2015). Numerical discrimination by frogs (*Bombina orientalis*). *Animal Cognition*, 18(1), 219–229. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0791-7>
- Stepankova, K., Pastalkova, E., Kalova, E., Kalina, M., & Bures, J. (2003). A battery of tests for quantitative examination of idiothetic and allothetic place navigation modes in humans. *Behavioural Brain Research*, 147(1–2), 95–105. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(03\)00141-4](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(03)00141-4)
- Stone, A., Ford, N. B., & Holtzman, D. A. (2000). Spatial Learning and Shelter Selection by Juvenile Spotted Pythons, *Anteresia maculosus*. *Journal of Herpetology*, 34(4), 575–587. <https://doi.org/10.2307/1565273>
- Striedter, G. F. (2016). Evolution of the hippocampus in reptiles and birds: Evolution of the sauropsid hippocampus. *Journal of Comparative Neurology*, 524(3), 496–517. <https://doi.org/10.1002/cne.23803>
- Stuchlík, A. (2003). Prostor a prostorová orientace. *Československá fyziologie*, 52(1), 22–33.

- Szabo, B., Hoefler, S., & Whiting, M. J. (2020). Are lizards capable of inhibitory control? Performance on a semi-transparent version of the cylinder task in five species of Australian skinks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *74*(10), 118. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02897-y>
- Szabo, B., Noble, D. W. A., Byrne, R. W., Tait, D. S., & Whiting, M. J. (2018). Subproblem learning and reversal of a multidimensional visual cue in a lizard: Evidence for behavioural flexibility? *Animal Behaviour*, *144*, 17–26. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.07.018>
- Szabo, B., Noble, D. W. A., Byrne, R. W., Tait, D. S., & Whiting, M. J. (2019). Precocial juvenile lizards show adult level learning and behavioural flexibility. *Animal Behaviour*, *154*, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.003>
- Szabo, B., Noble, D. W. A., McCloghry, K. J., Monteiro, M. E. S., & Whiting, M. J. (2021). Spontaneous quantity discrimination in a family-living lizard. *Behavioral Ecology*, *32*(4), 686–694. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab019>
- Szabo, B., Noble, D. W. A., & Whiting, M. J. (2021a). Learning Simple and Compound Stimuli in a Social Lizard (*Egernia stokesii*). *Journal of Comparative Psychology*, *135*(2), 208–218.
- Szabo, B., Noble, D. W. A., & Whiting, M. J. (2021b). *Learning in non-avian reptiles 40 years on: Advances and promising new directions*. *96*(2). <https://doi.org/10.1111/brv.12658>
- Szabo, B., & Whiting, M. J. (2020). Do lizards have enhanced inhibition? A test in two species differing in ecology and sociobiology. *Behavioural Processes*, *172*, 104043. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104043>
- Szabo, B., & Whiting, M. J. (2022). A new protocol for investigating visual two-choice discrimination learning in lizards. *Animal Cognition*, *25*(4), 935–950. <https://doi.org/10.1007/s10071-022-01603-x>
- Terrick, T. D., Mumme, R. L., & Burghardt, G. M. (1995). Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour*, *49*(4), 857–866. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0118>
- Thomson, R. C., Spinks, P. Q., & Shaffer, H. B. (2021). A global phylogeny of turtles reveals a burst of climate-associated diversification on continental margins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(7), e2012215118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2012215118>
- Tolman, E. C. (1948). *Cognitive maps in rats and men*. *55*(4), 189–208.
- Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W., & Pyron, R. A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*, *204*, 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.039>
- Weiss, E., & Wilson, S. (2003). The Use of Classical and Operant Conditioning in Training Aldabra Tortoises (*Geochelone gigantea*) for Venipuncture and Other Husbandry Issues. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, *6*(1), 33–38. https://doi.org/10.1207/S15327604JAWS0601_03
- Whiting, M. J., Xu, F., Kar, F., Riley, J. L., Byrne, R. W., & Noble, D. W. A. (2018). Evidence for Social Learning in a Family Living Lizard. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *6*, 70. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00070>
- Wiley, K. (2020). Come hither, king: Attempting to target train king cobras (*Ophiophagus hannah*). *Toxicon*, *182*, S35. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2020.04.087>
- Wilkinson, A., Chan, H.-M., & Hall, G. (2007). Spatial learning and memory in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, *121*(4), 412–418. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.121.4.412>
- Wilkinson, A., Coward, S., & Hall, G. (2009). Visual and response-based navigation in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, *12*(6), 779–787. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0237-9>
- Wilkinson, A., & Huber, L. (2012). Cold-Blooded Cognition: Reptilian Cognitive Abilities. T. K. Shackelford & J. Vonk (Eds.), *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology* (1. ed., pp. 129–143). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199738182.013.0008>
- Wilkinson, A., Kuenstner, K., Mueller, J., & Huber, L. (2010). Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biology Letters*, *6*(5), 614–616. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0092>
- Wilkinson, A., Mandl, I., Bugnyar, T., & Huber, L. (2010). Gaze following in the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, *13*(5), 765–769. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0320-2>
- Wilkinson, A., Mueller-Paul, J., & Huber, L. (2013). Picture–object recognition in the tortoise *Chelonoidis carbonaria*. *Animal Cognition*, *16*(1), 99–107. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0555-1>
- Williams, M. L., Torrini, L. A., Nolan, E. J., & Loughman, Z. J. (2022). Using Classical and Operant Conditioning to Train a Shifting Behavior in Juvenile False Water Cobras (*Hydrodynastes gigas*). *Animals*, *12*(10), 1229. <https://doi.org/10.3390/ani12101229>
- Wiltshko, R., & Wiltshko, W. (2023). Animal navigation: How animals use environmental factors to find their way. *The European Physical Journal Special Topics*, *232*(2), 237–252. <https://doi.org/10.1140/epjs/s11734-022-00610-w>
- Wise, L. M., & Gallagher, D. P. (1964). Partial reinforcement of a discriminative response in the turtle. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *57*(2), 311–313. <https://doi.org/10.1037/h0041923>
- Woo, K. L., Hunt, M., Harper, D., Nelson, N. J., Daugherty, C. H., & Bell, B. D. (2009). Discrimination of flicker frequency rates in the reptile tuatara (*Sphenodon*). *Naturwissenschaften*, *96*(3), 415–419. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0491-8>
- Zhu, D., & Keifer, J. (2004). Pathways Controlling Trigeminal and Auditory Nerve-Evoked Abducens Eyeblink Reflexes in Pond Turtles. *Brain, Behavior and Evolution*, *64*(4), 207–222. <https://doi.org/10.1159/000080242>
- Zhu, Q., Wang, R., & Wang, Z. (2013). A cognitive map model based on spatial and goal-oriented mental exploration in rodents. *Behavioural Brain Research*, *256*, 128–139. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.05.050>

* jsou označeny sekundární zdroje