

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie**



**Prostorová orientace u plazů se zaměřením na  
allothetickou orientaci**

Bakalářská práce

**Monika Voňavková**

**Školitelka: Mgr. Eva Landová, Ph.D.**

**Konzultanti: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.**

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

Praha, 2011

**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, 18.8.2011

Podpis

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat především mé rodině a partnerovi za velkou podporu a to nejen při psaní této práce. Dále bych chtěla poděkovat také mé školitelce Mgr. Evě Landové, Ph.D. za pomoc a ochotu.

## **Abstrakt**

V současné době jsou u plazů popsány různé způsoby orientace a to především orientace na velké škále pomocí kompasů (magnetického, slunečního). Nejčastějším objektem pro studium prostorové orientace bývají vodní želvy. O ostatních skupinách, hlavně o šupinatých plazech (Squamata) je informací podstatně méně. U této skupiny není přesvědčivě dokázáno, zda a jak k orientaci na malé škále je využívána allothetická orientace. Cílem této práce je popsat způsoby orientace u plazů a zaměřit se na ty práce, kde byla orientace pomocí vnějších význačných znaků prostředí (tj. allothetická orientace) experimentálně testována. Dále byly v této práci podrobně rozebrány způsoby testování allothetické orientace u jiných skupin (např. savců), kde byla vyvinuta nejpokročilejší metodika testování. Práce obsahuje také návrh experimentů vhodných pro testování allothetické navigace pro modelový druh šupinatého plaza gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*).

Klíčová slova: plazi, prostorová orientace, allothetická navigace

## **Abstract**

Recently are known several different navigational systems in reptiles, mainly large scale navigational abilities based on sun and magnetic compass. The turtles are frequently used species in studies of spatial cognition, however, informations about spatial cognitive abilities in snakes and lizards (order Squamata) are only a few. Current knowledge concerning mechanism of small scale navigation based on allothetic orientation in snakes and lizards is only poorly understood. Aim of this thesis is review the literature about the mechanisms of reptile spatial orientation focused on allothetic navigation (using of external landmarks). As extension of this thesis is review of the principles of testing allothetic orientation in other groups (e. g. mammals) that were frequently used as a subject for testing allothetic orientation). The design of tests of allothetic orientation in model species of lizards (*Eublepharis macularius*) is one of the results of this thesis.

Keywords: reptiles, spatial orientation, allothetic navigation

## Obsah

1.	Cíle bakalářské práce.....	1
2.	Úvod.....	1
2.1.	Plazi v širokém slova smyslu .....	2
3.	I. metodická část: Prostorová orientace a různé způsoby navigace.....	3
3.1.	Rozdělení prostorové orientace podle měřítka .....	3
3.1.1	Geografická navigace .....	3
3.1.2	Topografická orientace.....	5
3.2.	Rozdělení prostorové orientace podle množství použitých vektorů.....	5
3.2.1	Vektorová navigace.....	6
3.2.2	Pravá navigace.....	6
3.3.	Rozdělení prostorové orientace podle smyslové modality .....	7
3.3.1	Allocentrická a egocentrická navigace .....	7
3.3.2	Idiothetická a allothetická navigace .....	7
3.4.	Další mechanismy prostorové orientace.....	10
4.	II. metodická část: Způsoby testování allothetické navigace .....	10
4.1.	Úloha sbírání pelet.....	10
4.2.	Úloha preference místa (Place Preference) .....	11
4.3.	Úloha vyhýbání se místu .....	11
4.3.1	Pasivní vyhýbání se místu (Passive Place Avoidance).....	11
4.3.2	Aktivní vyhýbání se místu (AAPA Active Allothetic Place Avoidance).....	11
4.4.	Ramenná bludiště .....	12
4.5.	Arénové bludiště (Arena maze).....	13
4.6.	Morrisovo vodní bludiště (MWM Morris Water Maze) .....	13
4.7.	Porovnání typů bludišť .....	16
5.	III. Testování prostorové orientace u plazů s důrazem na allothetickou orientaci .....	17
	V následující kapitole uvádím všechny dostupné studie od nejjednodušších až po nejsofistikovanější, které se alespoň teoreticky vztahují k allothetické navigaci.....	17
5.1.	Testování mechanismů navigace u želv .....	17
	Želva <i>Mauremys leprosa</i> .....	17
	Želva <i>Pseudemys scripta</i> ( <i>Trachemys scripta</i> ).....	18
	Želva <i>Caretta caretta</i> .....	21
5.2.	Testování mechanismů navigace u hadů .....	23
	Užovka <i>Pantherophis guttatus</i> ( <i>Elaphe guttata guttata</i> ).....	23

Krajta <i>Anteresia maculosus</i> .....	24
5.3. Testování mechanismů navigace u gekonů .....	25
Gekon <i>Gehyra variegata</i> .....	25
Gekon <i>Cyrtodactylus philippinicus</i> .....	25
5.4. Testování mechanismů navigace u leguánovitých .....	27
Anolis <i>Anolis cristatellus</i> .....	27
Leguánek <i>Sceloporus jarrovi</i> .....	28
5.5. Testování mechanismů navigace u scinků .....	29
Scink <i>Scincella lateralis</i> .....	29
Scinkové rodu <i>Ctenotus</i> .....	30
Scink <i>Tiliqua rugosa</i> - velikost vizuálně vnímaného pole .....	31
Scink <i>Tiliqua rugosa</i> - polarizované světlo .....	32
Scink <i>Tiliqua rugosa</i> - vliv temenního oka na navigaci.....	33
5.6. Testování mechanismů navigace u tejoovitých .....	34
Bičochvost <i>Cnemidophorus murinus</i> .....	34
5.7. Testování mechanismů navigace u ještěrek.....	35
Paještěrka <i>Acanthodactylus boskianus</i> a <i>Acanthodactylus scutellatus</i> .....	35
Ještěrka <i>Podarcis sicula</i> .....	37
6. Design experimentů testujících schopnost allothetické orientace u gekončíka nočního ( <i>Eublepharis macularius</i> ).....	37
6.1. Návrh suchého bludiště .....	37
6.2. Návrh Morrisova vodního bludiště.....	38
7. Závěr.....	38
8. Seznam použité literatury .....	40

## 1. Cíle bakalářské práce

Obecným cílem této práce by mělo být shrnutí dostupné literatury o prostorové orientaci u plazů.

### Dílčí cíle:

Sjednocení dělení mechanismů prostorové orientace pomocí shod v dostupné literatuře

Zaměření se na studie prostorové orientace u plazů a definice použitých mechanismů navigace

Navržení suchého a mokrého bludiště pro testování allothetické orientace u gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*)

## 2. Úvod

Prostorová orientace je nezbytná pro téměř všechny živočichy. Uplatňuje se nejen při migracích, např. u motýlů monarchů nebo mořských želv (Bingman a Cheng, 2005), tj. při stěhování se mezi místem, kde živočich žije a místem, kde hledá potravu – mořské želvy (Lohmann a kol., 1999), ale i při rozmnožování a tedy hledání vhodného sexuálního partnera (Punzo a Madragon, 2002). A samozřejmě také při běžném každodenním pohybu. Dá se říci, že bez orientace v prostoru by se většina živočichů nemohla nejen rozmnožit ale i vůbec existovat. Proto je studiu prostorové orientace živočichů věnována velká pozornost. Studie vzniklé na toto téma se však zabývají především několika modelovými skupinami živočichů, jako jsou volně se pohybující mořské želvy a ptáci, nebo naopak studuje modelové druhy hlodavců v přísně kontrolovaných laboratorních podmínkách, zatímco studií (a tedy i informací) o prostorové orientaci u jiných skupin živočichů je velmi málo. Navíc se tyto studie často neshodují v metodickém přístupu a tedy ani v interpretaci i výsledků a názoru na to, které mechanismy orientace byly při řešení daných problémů živočichy použity. Proto je také tato práce zaměřena na tyto, z hlediska studia prostorové orientace opomíjené, skupiny živočichů, konkrétně hlavně na plazy (v tradičním pojetí zahrnující želvy, haterie, krokodýly i šupinaté plazy). Při analýze prací o prostorové orientaci u této skupiny můžeme často využít poznatky získané výzkumem na jiných skupinách živočichů, a to hlavně na savcích (hlodavcích). U plazů lze předpokládat i specifické mechanismy orientace, neboť jednotlivé ekologické skupiny musí během svého života často řešit složité prostorové úlohy, související s jejich různorodým (např. prales – gekon *Gehyra variegata*, anolis *Anolis cristatellus*; skály – gekončík noční *Eublepharis macularius*, agama hardún *Laudakia stellio*), či naopak velmi jednotvárným prostředím (moře – kareta obrovská *Chelonia mydas*, kareta obecná *Caretta caretta*; pouště – moloch ostnitý *Moloch horridus*, scink lékařský *Scincus scincus*). Otázkou zůstává, jaké mechanismy prostorové orientace se konkrétně uplatňují při řešení prostorových úloh, popřípadě které jsou využívány dominantně. Shrnutí prací zabývajících se mírou těchto schopností, situací ve kterých jsou jednotlivé typy prostorové orientace používány a srovnáním prostorové orientace u plazů s jinými skupinami zvířat je předmětem této práce.

V první části práce se budu zabývat rozdělením typů prostorové orientace. Používání pojmů týkajících se prostorové orientace není totiž v odborné literatuře ani zdaleka jednotné. Různí autoři často používají pro stejný typ prostorové navigace jiné názvy a také různě dělí jednotlivé typy prostorové orientace. Navíc určité typy prostorové orientace jsou typické pro určité taxonomické skupiny (a proto se zkoumají především na nich), (např. magnetická navigace – ptáci (review Wiltschko a Wiltschko, 2005), želvy (review Bingman a Cheng, 2005); allothetická navigace – hlodavci (Petrásek a kol., 2009)), čemuž odpovídají i vyvinuté metodické postupy pro testování způsobů navigace a souvisejících pojmů. Proto bylo nutné pro potřeby této práce vytvořit shrnutí

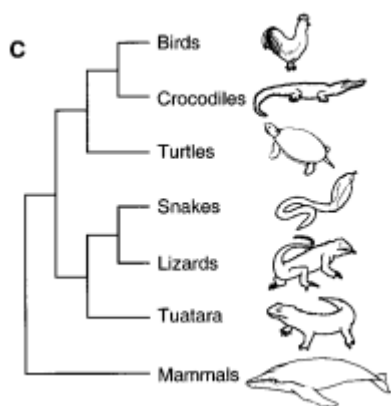
základních typů a dělení prostorové orientace, přičemž jsem využila shod ve studiích zabývajících se tímto tématem.

Metodika výzkumu jednotlivých mechanismů prostorové orientace byla vyvíjena zejména pro testování hlodavců v laboratorních podmínkách. Vyvinuté metodické postupy pro testování specifických typů navigace jsou velmi precizní, avšak adaptace těchto postupů pro jiné typy živočichů, zejména volně žijící je komplikovaná. Dodržení metodických kritérií pro testování jednotlivých typů navigace je však velmi důležité, aby bylo možné odlišit ho od jiných způsobů navigace, zvláště vzhledem k tomu, že živočichové jich většinou kombinují více najednou podle aktuální situace. Jejich důležitost pro daný druh (skupinu) však může být specifická a navíc většinou nelze podle celkového behaviorálního projevu poznat, který způsob navigace zvíře přednostně používá. Při nedodržení metodických kritérií tak z některých publikací (zejména o plazech) nelze jednoduše určit mechanismus navigace, které zvíře během experimentu použilo. Proto je druhá část práce věnována metodice zkoumání jednotlivých typů navigace se zaměřením na zkoumání navigace allothetické.

V navazující části práce je kladen důraz na reinterpetaci výsledků prací o prostorové orientaci plazů, a to opět s důrazem na orientaci allothetickou a její parametry.

## 2.1. Plazi v širokém slova smyslu

Pro potřeby této práce používám v některých případech termín plazi. Jsem si však vědoma, že dosud panuje nejednotný názor na fylogenetické vztahy mezi ptáky, krokodýly, želvami a šupinatými plazi a linií vedoucí k savcům. Podle Zardoya a Meyer (2001) je fylogenetická větev, do které se řadí krokodýli a ptáci (Archosauria) sesterskou skupinou želv (Testudines). Želvy pak mají společného předka s fylogenetickou linií, do které se řadí haterie a jako její sesterské skupiny hadi a ještěři (Lepidosauria) (obr. 1). Podobné výsledky (fylogenetické stromy) uvádějí i další autoři (např. Cao a kol., 2000; Iwabe a kol., 2005; Jiang a kol., 2007). Avšak v jiných studiích jsou želvy uváděny jako zvláštní linie oddělená od šupinatých plazů a krokodýlů.



Obr.1 Náhled na fylogenetické vztahy uměle vytvořené skupiny plazi a savců, převzato z Zardoya a Meyer, 2001.

U plazů a ryb byly nalezeny části předního mozku, jedná se hlavně o dorsální a mediální cortex, u kterých se předpokládá, že jsou homologické k ptačímu či savčímu hippocampu a tedy mají podobnou funkci (v Day a kol., 2001). Jacobs (2003) se domnívá, že díky tomu by měli být plazi a zřejmě také ryby schopny orientovat se pomocí homologické navigace jako je kognitivní mapa u savců (mají neurální substrát pro uchovávání mentální reprezentace prostoru). Jako podporu tohoto tvrzení lze uvést navigaci želv a to želvy nádherné (López a kol., 2000), které byly schopny úspěšně navigovat k cílovému rameni i po rotaci bludiště.

Přesto zde však není žádný experimentální důkaz, že jsou všichni plazi opravdu schopni orientace pomocí kognitivní mapy, zvláště také proto, že želvy se velmi liší od ostatních plazů a to zřejmě jak

z fylogenetického hlediska, tak také z fyziologického, například ve stavbě mozku (Day, 2003; Jacobs, 2003). Dále je stále předmětem diskuzí, jak jsou vůbec želvy blízké příbuzné ostatním skupinám, zejména šupinatým plazům Squamata (Modesto a Anderson, 2004; Mallatt a Winchell, 2007), tj. jestli jsou příbuzné spíše ke skupině, kam patří ptáci a krokodýli (Archosauria), či ke skupině do níž se řadí



ještěři a hadi (Lepidosauria). Pokud by byly příbuznější spíše ke skupině první, dají se u nich předpokládat podobné mechanismy navigace, jako mají ptáci. Otázka zda jsou zejména šupinatí plazi (Squamata) schopni orientovat se podle kognitivní mapy a pomocí allothetické navigace vůbec nadále zůstává a je potřeba dalšího testování.

Přestože fylogenetickou linii vedoucí k ptákům budu považovat jako evolučně bližší plazům, než linii vedoucí k savcům, používám v této práci srovnání především s arénymi a metodikami testování vyvinutými na savcích. Důvodem k tomu je především podobnější ekologie savců a plazů než plazů a ptáků. Dále vzhledem k morfologii ptáků, musí být arény navržené pro testování jejich prostorové orientace velmi specifické a nelze je tedy jednoduše adaptovat na testování plazů.

### **3. I. metodická část: Prostorová orientace a různé způsoby navigace**

Jak jsem již uvedla v úvodu této práce, v dělení prostorové orientace a v zavedení pojmů pro jednotlivé typy navigace nepadá v odborné literatuře stoprocentní shoda. Například u prostorové orientace želv používají López a kol. (2000) pro orientaci pomocí jedné vizuální značky termín *cue learning*, zatímco Collet (1992) pro prakticky stejný typ navigace používá termín *guidance*. Následující dělení jsem zavedla pro potřeby této práce a to shrnutím informací z prostudované literatury, přičemž byl kladen důraz na širší konsenzus používaných pojmů. Většina základních pojmů pochází z několika respektovaných knižních publikací (Jeffery 2003), review a odborných článků (López a kol., 2000; Stuchlík, 2003; Bingman a Cheng, 2005).

O dělení prostorové orientace na jednotlivé typy můžeme uvažovat jednak z hlediska geografického měřítka, ve kterém se uplatňují (jako např. Stuchlík 2003) a faktorů s tím souvisejících, jako je množství použitých vektorů (Bingman a Cheng, 2005). Dále můžeme určovat jednotlivé typy navigace podle modality, která se při jednotlivých typech navigace dominantně používá (signály z receptorů uvnitř vlastního těla či z okolního prostředí, viz příslušná kapitola o rozdělení prostorové orientace podle smyslové modality; Moghaddam a Bureš, 1996; Mittelstaedt a Mittelstaedtová, 1980; Stuchlík, 2003).

#### **3.1. Rozdělení prostorové orientace podle měřítka**

Přirozené rozdělení prostorové orientace podle měřítka používá ve své práci např. Stuchlík (2003), kde používá dělení na geografickou a topografickou navigaci. Podobné dělení na orientaci na velké a malé škále (na dlouhé a krátké vzdálenosti) můžeme najít i v dalších studiích (např. Lohmann a kol., 1999; Warrant a Dacke, 2010; Cruse a Wehner, 2011).

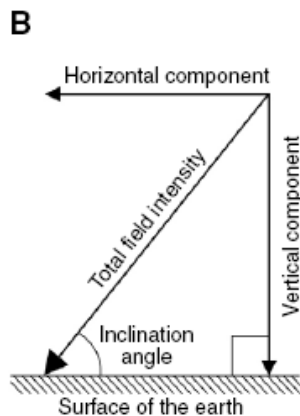
##### **3.1.1 Geografická navigace**

Geografická navigace je definována jako prostorová orientace na velké vzdálenosti. Řízena je různými mechanismy, které mohou být vzájemně propojeny a koordinovány, nejčastěji je však využíváno magnetického pole Země.

###### **3.1.1.1. Navigace pomocí magnetického pole Země**

Tohoto typu navigace využívá široké spektrum živočichů a to hlavně k migracím. Modelovým příkladem mohou být například ptáci (review Wiltschko a Wiltschko, 2005), ale i mořské želvy (review Bingman a Cheng, 2005; Lohmann a Lohmann, 1996a). Magnetické pole Země se skládá ze dvou komponent, inklinace a intenzity magnetického pole (obr. 2), díky kombinaci těchto dvou faktorů, lze teoreticky určit jakékoliv místo na povrchu Země. Ptáky používaný magnetický kompas

využívá inklinace magnetických siločar Země, ale ne jejich polaritu, proto může být používán na severní polokouli stejně jako na jižní. Pokud daný živočich migruje z jedné polokoule na druhou, je



Obr. 2 Složky magnetického pole rozeznávány želvami, převzato z Lohmann a kol., 1999.

jeho kompas nad magnetickým rovníkem „vynulován“. Podle tohoto kompasu tedy dokáže zjistit, zda letí směrem k pólu či k rovníku, ale již ne zda na sever či na jih. Magnetismu také využívají hlavně mláďata, zatímco pro dospělé ptáky je to pouze jeden z několika mechanismů navigace, tedy je zřejmé že během dospívání těchto živočichů se závislost na navigaci podle magnetického pole Země snižuje (Wiltschko a kol., 1983; Wiltschko a Wiltschko, 2001). Využívání zemského magnetismu je však pouze jednou ze složek navigace ptáků na velké vzdálenosti. Magnetické pole Země je hojně využíváno také mořskými želvami (Lohmann a Lohmann, 1996a; Lohmann a Lohmann, 1996b). Mořské želvy jsou známé svojí schopností migrovat na velmi dlouhé vzdálenosti s velkou přesností. Toto je jim umožněno díky rozeznávání intenzity a inklinace geomagnetického pole (Lohmann a Lohmann, 1996a; Lohmann a Lohmann, 1996b; Lohmann a kol., 1999). Obě dvě složky magnetického pole se totiž mění jak s měnící se zeměpisnou šířkou, tak délkou. Jejich kombinací se tedy dá teoreticky určit poloha jakéhokoliv místa. Právě vylíhlé želvy tento způsob navigace používají k určení polohy mořských proudů, které jsou pro ně

jakýmisi „školkami“, ve kterých mají dostatek potravy a příhodnou teplotu k přežití. Vzhledem k tomu, že opuštění těchto mořských proudů pro ně znamená smrt, je zřejmé, že schopnost orientovat se podle magnetického pole Země mají již vrozenou, pouze ji dále kalibrují (Lohmann a kol., 1999). Juvenilní želvy této navigace používají k migraci mezi letními a zimními domovinami a dospělé želvy k migracím mezi místy vhodnými k rozmnožování a kladení vajec a areály, ve kterých loví potravu (Lohmann a Lohmann, 1996a). Limitací pro používání magnetického pole Země želvami je jeho kolísání, proti kterému se však dokážou želvy přizpůsobit (Lohmann a kol., 1999).

### 3.1.1.2. Navigace pomocí polohy nebeských těles

Další složkou navigace na velké vzdálenosti je orientace podle polohy nebeských těles. Ve dne je to poloha Slunce a jím vydávané polarizované světlo. Schopnost se pomocí polarizovaného světla orientovat je velice zajímavá a proto se stává častým předmětem zkoumání a to u různých skupin zvířat (včely – Kraft a kol., 2011; motýlí monarchové – Reppert a kol., 2010; mravenci – Wehner a Muller, 2006 aj.). Avšak většina živočichů používá polarizované světlo pouze ke kalibraci jiných mechanismů navigace (např. ptáci Muheim, 2009; Muheim, 2011). Z plazů se podle polarizovaného světla mohou orientovat především živočichové s vyvinutým temenním okem (například želva Beltrami a kol., 2010; ještěrka italská (*Podarcis sicula*) Foà a kol., 2009; scink uřatý (*Tiliqua rugosa*) Freake, 2001), které je schopno zachytávat nejen směr, ale i intenzitu polarizovaného světla (Freake, 1999). Při špatné viditelnosti Slunce, například při zatažené obloze, je zde k upřesnění navigace použit magnetický kompas a naopak živočichové mohou svůj magnetický kompas denně kalibrovat podle Slunce (Cochran a kol., 2004). V noci je používáno postavení Měsíce nebo hvězd vzhledem k Zemi. Naopak nebeská tělesa mohou být použita k upřesnění polohy při místních nepravidelnostech v magnetickém poli Země. Poloha těchto nebeských orientačních bodů se však během roku mění a zároveň se liší také v různých polohách na zemské kouli, proto musí daný živočich využít k přepočítání jejich polohy srovnání s vnitřními biologickými hodinami (Emlen, 1967; Wiltschko a Wiltschko, 1999; Papi, 2001). Díky těmto vnitřním hodinám dokáže zvíře počítat s budoucím posunem nebeských těles a podle toho upravit svoji pozici (Stuchlík, 2003).

Schopnost orientovat se pomocí polohy nebeských těles mají jak tažní tak i netažní ptáci. Tato schopnost se u nich vyvíjí již během prvních několika měsíců jejich života a s dalším vývojem ptáci používají čím dál méně magnetického kompasu a spoléhají se na orientaci pomocí polohy nebeských těles. Také ptáci, kteří migrují v noci, nemají polohu hvězd na nebi vrozenou, ale vyvíjí se u nich až během dospívání v hnízdě (Emlen, 1969 v Wiltschko a Wiltschko, 2009).

### 3.1.2. Topografická orientace

Topografickou orientaci můžeme definovat jako orientaci na krátké vzdálenosti. Většinou se proto jedná o navigaci v rámci habitatu daného zvířete či v bludištích v laboratorních podmínkách. Z této definice vyplývá, že topografická orientace je nezbytná pro všechny druhy živočichů, ať už migrujících nebo ne, výjimkou jsou samozřejmě organismy, které se nepohybují. Vzdálenosti, o které se jedná při topografické navigaci, se mohou značně lišit a to podle velikosti habitatu konkrétního živočicha, může se jednat o rozpětí od několika desítek metrů (křeček polní (*Cricetus cricetus*)) až do několika stovek metrů (mravenec *Cataglyphis fortis*). Velikost habitatu však nijak nesouvisí s tělesnými rozměry daných živočichů (Stuchlík, 2003). Díky poměrně malým vzdálenostem, o které se jedná při topografické orientaci, lze mechanismy použité při tomto typu orientace poměrně snadno experimentálně testovat v různých typech bludišť. Tyto navigační mechanismy se však mohou překrývat s mechanismy používanými při orientaci geografické, tedy navigaci na velké vzdálenosti (viz výše).

#### 3.1.2.1. Navigace pomocí routes

S topografickou orientací souvisí navigace pomocí routes, tedy navigace vyznačenou trasou (taxonová navigace – O'Keefe a Nadel, 1978 v López a kol., 2000). Navigace trasou spočívá v jakési sekvenci instrukcí, odpovědí na stimulus, které mají přesnou časovou posloupnost (Hull, 1934 v Stuchlík, 2003). S touto navigací se můžeme v běžném životě setkat i my, například když se zeptáme někoho na cestu k místu, které hledáme: jděte rovně, dokud nedojdete k velké křižovatce, na ní odbočte vpravo a pokračujte k velkému žlutému domu a podobně. Tento způsob navigace je však inflexibilní, stačí ztráta jen velmi malé části informace a nepřítomností odpovědi na tento stimul je narušena celá trasa. Při této ztrátě jedné z informací je subjekt nucen zapamatovat si nový tvar trasy, přičemž se často vrací na její začátek (v Jeffery, 2003). Navíc může být taxonová navigace použita pouze pro jednu trasu, pro kterou byla tato posloupnost vytvořena. Pokud subjekt z této trasy sejde, je nepravděpodobné, že dorazí do cíle, pokud se mu nepodaří vrátit se na tuto trasu zpět (Jeffery, 2003). I přes tuto inflexibilitu a nutnost správného pořadí kroků stimul-odpověď lze tento typ navigace použít, a to pokud je cíl spojen s výrazným orientačním bodem nebo pokud je prostředí homogenní (Stuchlík, 2003) a stabilní (navigace ve známém prostředí). Tento způsob navigace je živočichy hojně využíván, protože je velice jednoduchý a zvíře si při něm nemusí pamatovat vztahy mezi objekty v prostředí. Nevýhodou však je, že si živočich musí uložit do paměti poměrně dlouhou sekvenci stimulů a odpovědí na ně a že k objektu, který slouží jako stimul musí přicházet vždy ze stejného směru. To však může živočich vyřešit ne pouze jednoduchou odpovědí na stimul jako například u kamene se vždy otočit vlevo, ale tak, že místo toho si zapamatuje, že u daného kamene se musí otočit směrem ke stromu (který je vlevo). Tím by mělo být schopno pokračovat v trase i po přijetí z jiného směru a tak vyřešit značnou inflexibilitu tohoto typu navigace (Jeffery, 2003).

### 3.2. Rozdělení prostorové orientace podle množství použitých vektorů

Rozdělení prostorové orientace podle množství použitých vektorů na vektorovou a pravou navigaci používají ve svém review např. Bingman a Cheng, 2005 či Warrant a Dacke, 2010. Dělení prostorové

orientace podle množství použitých vektorů se částečně překrývá s dělením na geografickou (na velké vzdálenosti) a topografickou (na malé vzdálenosti) navigaci (Stuchlík 2003) pojednanou v předchozí kapitole. Vektorová i pravá navigace rozebraná v následující kapitole může být použita při navigaci jak na malé, tak na velké vzdálenosti. Většinou se však při geografické navigaci používá pravé navigace.

### 3.2.1. Vektorová navigace

Při vektorové navigaci se daný živočich pohybuje pouze jedním směrem, tedy ve směru jednoho vektoru, nebo sekvencí pohybů více směrů, přičemž směr vektoru většinou určuje pomocí kompasů (viz příslušné kapitoly o navigaci pomocí kompasů). Jedná se například o to, že živočich ví, že se musí určitou vzdálenost (určitý počet metrů, kroků, ...) pohybovat jedním směrem, poté se například otočit vlevo a pohybovat se určitou vzdálenost tímto směrem atd. V této definici se tedy nerozlišuje vzdálenost, kterou při této orientaci živočich urazí, může se jednat jak o navigaci na několik metrů (krabi – Zeil, 1998), několik desítek metrů (pouštní mravenci – Wehner, 2003), tak i několik stovek metrů (čmeláci – von Frisch, 1967 v Bingman a Cheng, 2005). Tyto vzdálenosti jsou většinou měřeny opticky nebo počtem kroků. Po přemístění živočicha pokračuje původním směrem, aniž by upravil svoji trajektorii (obr. 3).

Vektorovou navigaci používají živočichové především při navádění zpět k svému obydlí (homing; Southwood a Avens, 2003) a ve velkém měřítku i k migracím, a to hlavně při migraci první (Bingman a Cheng, 2005). Mechanismů užívaných živočichy pro určení požadovaného směru při vektorové navigaci je velké množství, jedná se však především o různé druhy kompasů (sluneční, stelární a další), především však o kompas magnetický a o vizuální kalibraci vektoru podle výrazných orientačních bodů v terénu.

### 3.2.2. Pravá navigace



Obr. 3 Rozdíl mezi vektorovou a pravou navigací, přerušovaná čára značí přemístění zvířete, převzato z Bingman a Cheng, 2005.

Pravá navigace je definována jako schopnost živočichů dorazit do cílového místa i po přesunu do míst, která živočich nezná, a ve kterých nikdy nebyl (obr. 3) (Griffin, 1952 v Bingman a Cheng, 2005). Tento typ navigace Papi (1992) dále ve svém review rozděluje na map-based (navigace na základě vytvoření mapy) a grid-based navigaci (navigace na základě gradientu).

Map-based navigace spočívá v naučení se mozaiky místních značek, čímž bývají většinou významné orientační body, například hory, stromy, keře a další. Díky těmto orientačním bodům, je živočich schopen pohybovat se buď přímo tam kam potřebuje (pilotage) nebo je využit ve spojení s dalšími navigačními mechanismy jako jsou kompas. Map-based navigace může pomoci při pravé navigaci lokalizací známých orientačních bodů mimo místo, které živočich zná.

Podstata grid-based navigace je v rozpoznání a zapamatování si fyzikálního nebo chemického gradientu prostředí, ve kterém daný živočich žije. Tyto gradienty mohou být jak chemické ve vzduchu nebo v moři, tak v magnetickém poli Země.

K tomu aby mohl živočich po přemístění do neznámého místa využít map-based nebo grid-based navigace musí být schopný rozpoznat prostorové vztahy mezi lokací, ve které se právě nachází (popřípadě do které byl přesunut) a mezi cílovým místem. Tato schopnost záleží na naučení se systematických zákonů prostředí.

### **3.3. Rozdělení prostorové orientace podle smyslové modalit**

Podle smyslové modalit můžeme orientaci v prostoru rozdělit buď na egocentrickou a allocentrickou navigaci (Moghaddam a Bureš, 1996; Jeffery, 2003; Meilinger a Vosgerau, 2010), nebo na allotheticou a idiotheticou navigaci (Mittelstaedt a Mittelstaedtová, 1980; Stuchlík, 2003, Štěpánková a kol., 2003; Merkle a kol., 2006). Někteří autoři užívají termínů egocentrická a allocentrická navigace i ve smyslu definice idiotheticé a allotheticé navigace (López a kol., 2000). Proto při čtení prací o prostorové orientaci musíme věnovat pozornost tomu, v jakém smyslu jsou tyto pojmy používány v konkrétních případech. V této práci proto budu používat tyto pojmy podle následujících definic.

#### **3.3.1. Allocentrická a egocentrická navigace**

Při allocentrické navigaci se živočich orientuje pomocí zpracovávání vnějších podnětů, tedy například signálů vizuálních, akustických, olfaktorických a dalších, a vztahů mezi nimi (Burgess a kol., 1999). Egocentrická navigace je definována jako navigace na základě signálů zpracovávaných subjektem během jeho pohybu, jde tedy především o informace přijímané z jeho vestibulárního orgánu (Stuchlík, 2003). Tento typ navigace můžeme také popsat jako zpracovávání informací o okolním prostředí ve vztahu k tělu živočicha, tj. poloze subjektu (Burgess a kol., 1999). Záleží tedy na tom, jak prostorové vztahy v prostředí okolo něj vnímá sám živočich vzhledem k vlastní poloze (např. je to ode mě vpravo apod.) a ne na vztazích mezi objekty v prostředí samotnými.

#### **3.3.2. Idiotheticá a allotheticá navigace**

##### **3.3.2.1. Idiotheticá navigace**

Idiotheticou navigaci Mittelstaedt a Mittelstaedtová (1980) definovali jako zpracovávání informací generovaných během aktivní i pasivní lokomoce subjektu či informací přímo závislých na této lokomoci. Jedná se tedy jak o informace přijímané z vestibulárního orgánu, tak o informace z mechanoreceptorů, ale i optické, akustické a další signály. Idiotheticou navigaci můžeme dále rozlišit na další dva podtypy a to substrátovou a inerciální (Stuchlík, 2003). Při inerciální idiotheticé navigaci získává subjekt signály z vestibulárních polokruhovitých kanálků, které podávají informace o úhlovém zrychlení pohybu hlavy a z vestibulárních otolitických receptorů, které jsou v sacculu a utriculu vestibulárního aparátu a podávají informace o lineárním zrychlení pohybu hlavy. Spojením těchto informací subjekt získává informaci o jeho poloze vzhledem k prostředí. Substrátová idiotheticá navigace získává informace z proprioreceptorů uložených ve svalech, kloubech a šlachách a tím zpravuje subjekt o jeho vlastním pohybu (Stuchlík, 2003).

Pokud se živočich pohybuje aktivně, jsou informace podávány z inerciální i substrátové idiotheze v souladu. Naopak pokud se živočich pohybuje pasivně, dostávají se tyto informace do konfliktu, protože zatímco signály z inerciální idiotheze informují živočicha, že se pohybuje, signály z proprioreceptorů a tedy substrátová idiotheze ho zpravují, že k pohybu nedochází. Experimentálně

bylo ověřeno, že substrátová a inerciální navigace spolu spolupracují a pohyb živočicha vychází z kompromisu mezi informacemi z obou podtypů idiothetické navigace (Mittelstaedt a Glasauer, 1991). Idiothetická navigace je vysoce citlivá ke ztrátě již jen jednoho typu informace (O'Keefe a Nadel, 1978 v López, 2000).

### **3.3.2.1.1. Integrace dráhy**

Integrace dráhy (nebo také „dead reckoning“) je popsána jako zaznamenávání signálů během aktivního i pasivního pohybu subjektu a integrování těchto obdržených informací s cílem obdržet výsledný vektor, díky kterému je subjekt schopen vrátit se zpět na výchozí místo z kteréhokoliv bodu své cesty (Jeffery, 2003). Za nejjednodušší formu integrace dráhy můžeme považovat „homing“, tedy navigaci zpět místa, kde má živočich své obydlí, což musí být velice rychlý a jednoduchý proces. K tomu, aby byl živočich schopen se takto vrátit zpět, musí neustále během svého pohybu vnímat vzdálenost a směr, ve kterém se jeho domov nachází. Během zpracovávání signálů z okolí se však mohou hromadit chyby, například nesprávný odhad vzdáleností, trajektorie a další, proto musí tento způsob idiothetické navigace upravován informacemi získanými allothetickou navigací, a to nejčastěji vizuálními značkami nebo pomocí kompasů (Gallistel, 1990 v Stuchlík, 2003).

### **3.3.2.2. Cue learning**

Cue learning nebo také guidance je definován jako schopnost živočichů navigovat se podle jednoho orientačního bodu okolí jako podle majáku (López a kol, 2000). Pokud se cíl trasy daného živočicha nachází blízko tohoto orientačního bodu, je ho tento živočich schopen nalézt bez jakékoli další informace a tedy i schopen navigovat se při částečné ztrátě dalších informací z okolí (zamezení přístupu slunečního záření a podobně). Pokud je daný orientační bod dostatečně výrazný, je živočich schopen se podle něj navigovat i po přenesení do neznámých míst a úspěšně najít cíl. Pokud je však tento orientační bod odstraněn, živočich již není nadále schopen se pomocí cue learning úspěšně orientovat. (López a kol., 2000).

Skutečnost, že při cue learning odstranění již jednoho zdroje informací naruší schopnost živočicha úspěšně se orientovat v prostoru, se podobá neschopnosti se orientovat při ztrátě jednoho typu údajů (ze statokinetického orgánu, z proprioreceptorů) u navigace idiothetické. Avšak skutečnost, že živočich využívá ke své orientaci orientačních bodů z okolí, i když v tomto případě pouze jednoho, lze považovat cue learning spíše za předstupeň navigace allothetické (vztahy mezi více orientačními značkami, viz další kapitola).

### **3.3.2.3. Allothetická navigace**

Allothetická navigace (Mittelstaedt a Mittelstaedtová, 1980) spočívá v orientaci pomocí vnějších značek, tedy živočich porovnává vztahy mezi jednotlivými orientačními body okolí a mezi vlastní pozicí. Značky používané v allothetické navigaci mohou být vizuální – hory, stromy, keře a podobně (Auburn, 2009), akustické a to jak antropogenní, například letiště a periodické odlety a přílety letadel, tak přírodní – zvuky vydávané jinými živočichy (Diego-Rasilla a Lunego, 2007). Dále to můžou být i významné lokální odchylky v magnetickém poli Země – tedy magnetická značka, a podobně i zvláštnosti v chemickém gradientu – chemická značka (Muñoz, 2004). Dále můžeme za značky považovat také nebeská tělesa, například při navigaci podle polohy Měsíce, Slunce nebo hvězd. Allothetickou navigaci můžeme také zařadit pod pravou prostorovou orientaci (viz příslušná kapitola o dělení prostorové orientace podle množství použitých vektorů).

### 3.3.2.3.1. Kognitivní mapa

Na informacích získaných během allothetické navigace je také založen způsob navigace nazývaný kognitivní mapa (Tolman, 1948). Kognitivní mapa představuje schopnost některých živočichů vytvořit si v mysli mentální reprezentaci prostředí, ve kterém se daný živočich pohybuje a díky této kognitivní mapě se zde úspěšně orientovat. V této mapě si tento živočich pamatuje nejen rozložení významných orientačních bodů, ale také prostorové vztahy mezi nimi. Jako jakési potvrzení schopnosti vytvořit si takovou mapu je schopnost vytváření zkratk a to z jakéhokoli místa trasy subjektu do místa, z kterého vyrazil (Tolman, 1948). Důležitým znakem těchto zkratk je, že vedou přes místa, ve kterých se nikdy předtím tento konkrétní subjekt nevyskytoval, avšak živočich musí zároveň být schopen rozeznat některé z orientačních bodů obsažených v mapě (Stuchlík, 2003). Nutností pro úspěšné použití kognitivní mapy je stabilita zaznamenaných orientačních bodů (Biegler a Morris, 1993), aktivní pohyb a průzkum prostředí daným živočichem (O'Keefe a Nadel, 1978 v Stuchlík, 2003) a dostatečný čas na zapamatování si vzhledu prostředí (Alyan a Jander, 1994). Vytvoření kognitivní mapy je sice relativně pomalé, ale daný živočich si jí pamatuje po velmi dlouhou dobu a navíc je její používání velice pružné. Živočich používající kognitivní mapu je totiž schopen se orientovat i při vymizení některých orientačních bodů či jejich změně a také dojít do cílového místa několika cestami (O'Keefe a Nadel, 1978 v Jeffery, 2003). Experimentálně bylo dokázáno (Fenton a kol., 1994), že pro nalezení skrytého místa v dvojrozměrném prostředí stačí testovanému subjektu pouze tři orientační body, zatímco v prostředí prostorově omezeném (například v Morrisově vodním bludišti, viz dále) stačily testovanému subjektu orientační body dokonce pouze dva (Stuchlík, 2003).

Ačkoliv byla hypotéza o schopnosti některých zvířat vytvářet si kognitivní mapu několikrát experimentálně testována, není dosud úplně jisté, zdali a jak si živočichové kognitivní mapu tvoří (např. Bennett, 1996; Cruse a Wehner, 2011). Soudí se, že ne všechna zvířata jsou schopna si kognitivní mapu vytvořit a je možné, že tato schopnost se rozvíjí se vzrůstající velikostí mozku (v Papi, 2001). Wehner (1992 v Bennett, 1996) tvrdí, že schopnost vytvářet si kognitivní mapu nemá hmyz, jako jsou včely a mravenci, a zřejmě stejně tak i ostatní Hymenoptera. Experimentálně dokázaná schopnost u čmeláků vytvořit zkratku mezi dvěma známými místy skrz plochu, kterou neznali (Gould, 1986), byla vysvětlena jako použití jiných navigačních mechanismů (Bennett, 1996). Avšak podle některých dalších autorů nelze obecně tvrdit, že žádný hmyz není tvorby kognitivní mapy schopen a předkládají, že včely svým chováním splňují podmínky dané definicí kognitivní mapy, a to tvorbu zkratk přes dosud nenavštívené území, která se pomocí použití jiných mechanismů vysvětlit nedá (Menzel a kol., 1990), či nalezení cíle i po přemístění do neznámé lokace, pokud byly viditelné některé známé značky (Menzel a kol., 2000; Menzel a kol., 2005).

Již Tolman (1948) předpokládal, že kognitivní mapu mají potkani a zřejmě i holubi (Kramer, 1952 v Jacobs, 2003), což bylo dále potvrzeno (Prior a kol., 2002). Avšak je stále diskutováno, jestli se jedná o stejný způsob kognitivní mapy, hlavně proto, že savci a ptáci rozlišují okolní svět jiným způsobem (Bennett a kol., 1994). Lze tedy říci, že kognitivní mapu jsou schopni vytvářet savci a ptáci (Jacobs, 2003).

Schopnost vytvářet si kognitivní mapu je spojována s částí mozku – hippokampem, který je také více vyvinut u živočichů, kteří se musí dobře orientovat v prostoru než u jim blízkých příbuzných živočichů, kteří se takto orientovat nemusí. Toto zjištění přímo ukazuje na souvislost mezi složitostí hippokampu a schopností plnit prostorové úlohy (Muller a kol., 1996; Day a kol., 1999; Day a kol., 2001).

Schopnost vytvoření si kognitivní mapy není nadále známa ani u ryb (Rodriguez a kol., 2002), obojživelníků (Bilbo a kol., 2000) a bezobratlých, jako jsou například chobotnice (Boal a kol., 2000), olihně (Boal a kol., 2003), švábi (Durier a Rivault; 2001) a další.

Můžeme se také setkat s názorem, že schopnost vytvářet kognitivní mapu vůbec neexistuje, a tedy jí nemá nejen žádný živočich, ale dokonce ani člověk. Výsledky zjištěné z různých experimentů, které by dokazovaly opak, se tedy dají vysvětlit buď nepřesnou organizací a postupem při experimentech, či nedostatkem informací o předchozím pohybu a životě testovaného subjektu, či jinými, méně komplexními způsoby prostorové navigace, jako je integrace dráhy a další (Bennet, 1996) Je tedy nezbytné navrhnout další experimenty, které by kladly co největší důraz na správnost postupů a hlavně podrobnější rozbor mechanismů, které byly při plnění těchto experimentů použity.

### **3.4. Další mechanismy prostorové orientace**

Mezi další mechanismy prostorové orientace můžeme zařadit prostý pohyb živočicha směrem k stimulu nebo od něj. Do této kategorie můžeme řadit pohyb na základě gradientu či za jediným stimulem (či od něj), který můžeme nazvat majákem (Burgess a kol., 1999). Tento způsob navigace je nejjednodušším vůbec a živočichové pouze musí rozhodnout, zda mají na daný stimul reagovat či ne, a pokud ano, tak jakým způsobem. Myslím si, že tomuto mechanismu je podobný cue learning, avšak při cue learning se živočich nemusí pohybovat k majáku či od něj, ale může používat tohoto majáku jako orientačního bodu pro pohyb i jiným směrem, pokud ovšem cíl cesty není přímo u cue stimulu (klíčové orientační značky). Oba pojmy lze do značné míry chápat jako synonyma.

## **4. II. metodická část: Způsoby testování allothetické navigace**

V následující části bych ráda popsala některé nejčastěji používané způsoby úloh vhodných pro testování prostorové orientace a zvláště pak možnost využití pro testování allothetické navigace. Chtěla bych zde tedy uvést jak jednotlivé úlohy a experimentální zařízení pro ně vyvinuté vypadají, jaké mají výhody a také jak jsou vhodné pro jednotlivé skupiny živočichů se zaměřením na jejich motivovatelnost.

### **4.1. Úloha sbírání pelet**

Tento typ úlohy byl navržen hlavně pro studium místních neuronů (place cells) a neuronů směru hlavy (head direction cells) a nejedná se tedy o model typický pro odlišení jednotlivých typů navigace (O'Keefe a Dostrovsky, 1971 v Stuchlík, 2003). Avšak modifikace této úlohy jsou již pro testování prostorové orientace vhodné (viz dále). Při úloze sbírání pelet je použit potkan, který je vyhladověný na 80 – 95% původní hmotnosti. Tato úloha spočívá v tom, že do prostoru arény dopadají v pravidelných intervalech ale na náhodná a různá místa potravinové pelety, a vyhladověný živočich je tedy nucen se aktivně pohybovat po prostoru arény, aby tyto pelety sebral. K tělu živočicha je často připevněna infračervená dioda, aby mohla být jeho pozice snímána kamerou upevněnou nad arénou (v Stuchlík, 2003). Měří se nejen trajektorie pohybu testovaného živočicha, ale například i čas, který uběhl mezi dopadem pelety a jejím sebráním živočichem.

Tato úloha může být modifikována umístěním elektrické sondy do předem určených částí mozku, pomocí níž je do těchto částí pouštěn slabý elektrický výboj. Tento výboj může na určitých místech v mozku vyvolávat u testovaného subjektu pozitivní pocity, a tedy může být použit místo potravinových pelet (Fukuda a kol., 1992).



## **4.2. Úloha preference místa (Place Preference)**

Úloha preference místa je další modifikací úlohy sbírání pelet. Při této úloze se také používá potravně motivované zvíře, avšak potravinové pelety nedopadají do prostoru arény v pravidelných intervalech, ale pouze tehdy, pokud testovaný subjekt navštíví určité předem definované místo v aréně – spouštěcí místo. V této úloze můžeme pozorovat relativně krátké a přímé trajektorie testovaného zvířete, které směřují z vypouštěcího místa k místu dopadu pelety. Tento typ úlohy je opět vhodný a používá se (Rossier a kol., 2000) především pro výzkum místních neuronů. Spíše než prostorové úlohy se zde testuje schopnost zvířete zapamatovat si umístění spouštěcího místa, avšak toto místo může být definováno i značkami, ať už v rámci arény či okolního prostředí a tedy je možné tento typ úlohy použít i pro testování typů použitých navigací, avšak toto použití není běžné. V tomto typu úlohy lze především testovat použití allothetické navigace a cue learning. Především se však tohoto typu úloh používá ve srovnání s jinými úlohami testující schopnost navigace v prostoru (nejčastěji Morrisova vodního bludiště, viz dále) po podání určité chemické látky testovaným zvířatům a tedy citlivost (míra deficitu v řešení prostorové úlohy) a orientační schopnosti zvířat po podání látky (např. McDonald a kol., 2010; Ma a kol., 2011).

## **4.3. Úloha vyhýbání se místu**

### **4.3.1. Pasivní vyhýbání se místu (Passive Place Avoidance)**

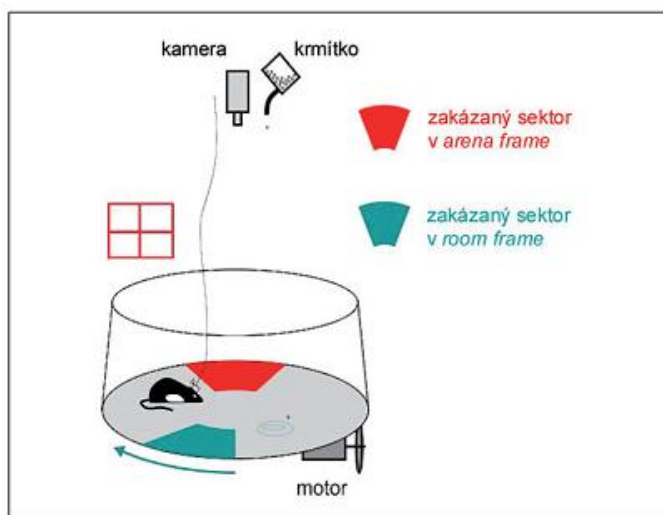
Další úlohou původně navrženou pro pozorování aktivity místních neuronů je úloha pasivní vyhýbání se místu, která navazuje na úlohu pasivního vyhýbání (Passive Avoidance; Bureš a kol., 1997). V úloze pasivního vyhýbání se testované zvíře muselo vyhýbat označené oblasti, jinak bylo potrestáno slabým elektrickým výbojem. Muselo tedy potlačit svoji přirozenou aktivitu, například prozkoumávání prostředí a podobně.

Úloha pasivního vyhýbání se místu se testuje převážně v kruhové aréně s neprůhlednými zdmi, nad níž je umístěno nahrávací zařízení. Cílem této úlohy je, aby vyhladověné zvíře sbíralo potravinové pelety, přičemž se ale vyhýbalo předem označenému místu. Při vstupu do tohoto místa je testovaný subjekt potrestán slabým elektrickým výbojem, jedná se tedy o úlohu, ve které jde o operantní podmiňování s negativním posilováním. Místo definované jako zakázané může být určeno buď vzhledem k rámci místnosti, nebo také vzhledem k rámci arény. Tato úloha může být pro testovaná zvířata (většinou potkany) značně obtížná, protože zde dochází ke konfliktu motivace pohybovat se a hledat potravu a vyhýbat se zakázanému místu, tedy svoji pohybovou aktivitu potlačit. I tuto úlohu lze použít pro testování jednotlivých typů navigace v prostoru podobně jako úlohu předchozí (úloha preference místa), avšak používá se spíše její modifikace – aktivní vyhýbání se místu (viz následující).

### **4.3.2. Aktivní vyhýbání se místu (AAPA Active Allothetic Place Avoidance)**

Úloha aktivního vyhýbání se místu je modifikací úlohy pasivního vyhýbání se místu. Je zde také používáno slabého elektrického výboje jako trestu při vstupu do zakázané oblasti v aréně, avšak tato aréna je navíc rotována a testovaný subjekt se tedy musí aktivně pohybovat, jinak by byl do zakázaného prostoru rotací arény zanesen. Oblast definovaná jako zakázaná je určena vzhledem k souřadnicovému systému místnosti (room frame). Testovaná zvířata jsou schopna naučit se řešit tuto úlohu velmi rychle a to pohybem proti směru rotace arény (v Stuchlík, 2003).

Tento typ úlohy může mít dále několik modifikací. Jako první z nich bych uvedla případ, ve kterém je v rotující aréně testováno zvíře, které je navíc potravně deprivováno, musí se tedy nejen vyhýbat danému zakázanému místu, které je rotováno, ale navíc ještě sbírat potravinové pelety.



Obr.4 Modifikace úlohy aktivního vyhýbání místa, kdy proti sobě rotují dvě zakázané oblasti, převzato z Petrásek a kol., 2009

schopnosti allothetické navigace. Arena frame a room frame mohou navíc rotovat proti sobě, čímž se dostávají do konfliktu informace získávané pomocí idiothetické a pomocí allothetické navigace. Pokud obě zakázané oblasti rotují proti sobě, musí být tyto výřezy arény bez částí u středu arény, aby mělo testované zvíře možnost vyhnout se jim i když bude mezi nimi (obr. 4). V experimentu, kdy bylo této metody použito, bylo zjištěno, že testovaní potkani jsou schopni si zapamatovat obě zakázané oblasti nezávisle na sobě (tedy jsou zřejmě kódovány odlišnými strukturami v mozku) a jsou tedy schopni vyhýbat se oběma současně, což je dle mého názoru velmi překvapující, vzhledem k tomu jak náročně tato úloha působí. (Petrásek a kol., 2009).

V úloze aktivního vyhýbání se místu můžeme také testovat schopnost idiothetické navigace a to tak, že je testovanému subjektu zabráněno použití allothetické navigace. Většinou se použijí neprůhledné závěsy umístěné okolo arény, což zamezí orientaci podle distálních značek. Povrch arény je navíc promícháván, aby se zamezilo vzniku vnitroarénových značek (Stuchlík a Bureš, 2002). Testované zvíře se tedy musí vyhýbat zakázanému prostoru při rotující aréně pouze pomocí idiothetické navigace, což je ale bez jejího upřesňování pomocí navigace allothetické velmi nepřesné a rychle se hromadí chyby (Petrásek a kol., 2009).

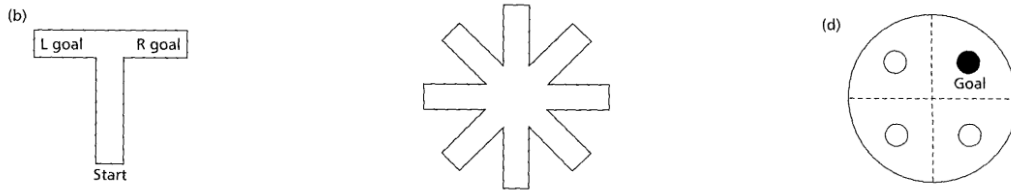
Další modifikací může být použití jiných typů negativního posilování pro zvířata, u kterých vyvolává použití elektrického výboje nežádoucí reakce. Například u myši lze jako alternativu použít prudký závan vzduchu.

#### 4.4. Ramenná bludiště

Typů ramenných bludišť je velké množství a to podle toho, co se pomocí nich testuje. Většinou je však obtížné zjistit, kterou strategii zvíře v konkrétním případě pro svoji navigaci v bludišti použilo a musí být tedy kladen důraz na konstrukci bludiště, tak aby byla použita strategie buď pouze jedna, či aby bylo možné jednotlivé strategie od sebe dalšími variantami experimentů odlišit. Nejjednodušším typem bludišť jsou křížová bludiště a z nich nejjednodušší variantou je T-bludiště (obr. 5). Testovaný živočich (nejčastěji potkan) je vložen do ramene kolmého na ostatní dvě (Start) a má střídavě v po sobě následujících testech navštěvovat obě ramena, ve kterých je potrava. Takto se testuje především pracovní paměť živočichů. Živočich však musí pochopit pravidlo, že musí v každém pokusu navštívit to rameno, které nenavštívil v předchozím pokusu. Obdobným typem je Y-bludiště, kde je však zachována radiální symetrie a tedy se dá zařadit spíše k radiálním bludištím. Zde však navíc může být

Jako další bych uvedla modifikaci, kdy oblast definovaná jako zakázaná není označena jen jedna, ale dvě, tedy úloha dvojího vyhýbání (Double Avoidance Task). Jedna ze zakázaných oblastí je definovaná vzhledem k informacím z povrchu arény (arena frame), což mohou být jak značky pachové, tak i vizuální a podobně. Druhá zakázaná oblast je určena vzhledem k místnosti (room frame). Tyto oblasti nejsou nijak označeny, testované zvíře si je tedy musí zapamatovat, jedná se tedy o úlohu velmi vhodnou pro testování prostorové orientace a zvláště pak

využito rotace celého bludiště, čímž může být jasnější použitá strategie navigace (odlišení idiothetické navigace od navigace založené na orientačních značkách jako je cue learning nebo allothetická navigace). Z experimentu, kdy bylo takto bludiště rotováno (Douglas, 1966) je pravděpodobné že potkani tuto úlohu řeší pomocí navigace založené na orientačních značkách (viz výše) spíše, než pomocí signálů založených na idiothezi (Jeffery, 2003).



Obr. 5 Typy bludišť, T-bludiště, příklad radiálního bludiště, hole-board (Barnesovo bludiště), převzato z Jeffery, 2003

Mezi další nejčastěji používaná bludiště patří radiální ramenná bludiště. Nejpoužívanějším typem jsou bludiště čtyřramenná, ale používají se i tři, šesti, osmi i více ramenná bludiště (obr. 5). Ramenné bludiště může být sestaveno například z kruhové platformy, na kterou jsou připevněna ramena. Doprostřed platformy se vloží potravně motivované zvíře. Pokud se v ramenném bludišti testuje pracovní paměť zvířete, musí toto zvíře navštívit postupně všechna ramena bludiště, na jejichž konci je vložena potrava. Nejvýhodnější pro dané zvíře je aby si zapamatovalo, která ramena již navštívila a která ne, tedy ve kterých ramenech ještě potrava zůstala a která jsou již prázdná (testování krátkodobé paměti; Stuchlík, 2003; Jeffery, 2003). Další variantou využití ramenného bludiště je, že potravu obsahují pouze některá ramena a zvíře si musí zapamatovat, která to jsou (testování dlouhodobé paměti; Jeffery, 2003). Takto se dá testovat jak paměť živočicha (jestli si pamatuje po určitém delším časovém intervalu, např. po několika minutách, která ramena jsou prázdná), tak již zmíněná pracovní paměť (jestli si potkan pamatuje, která ramena již během pokusu navštívil, např. po řádově sekundách až minutách). Umístění těchto ramen může být definováno jak značkami uvnitř bludiště tak vně (López a kol., 2000). Ramenná bludiště se dají často otáčet kolem své osy, čímž lze zjistit, zda se testovaný živočich orientuje podle vnitřních či podle vnějších značek nebo zda tyto způsoby kombinuje. Ramenná bludiště byla původně vyvinuta pro testování hlodavců, ale lze je modifikovaná využít i pro další živočichy, kteří jsou potravně motivovatelní a tedy i pro některé plazy, například pro želvy (López a kol., 2000).

#### 4.5. Arénové bludiště (Arena maze)

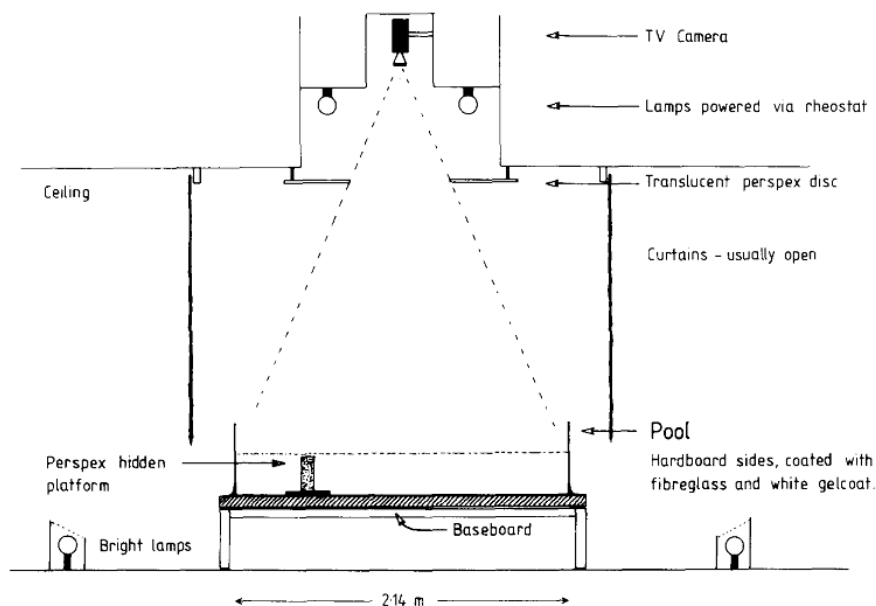
Arénové bludiště se od předchozích druhů liší v tom, že jejich horní část je otevřená. Může se jednat jak o jednoduché arény, ve kterých se pouze sleduje behaviorální a explorační chování testovaného jedince, tak o složitější formy jako například hole-board (obr. 5). Hole-board (či Barnesovo bludiště; Barnes, 1979) je deska s různým počtem vyvrtných otvorů, kde pod jedním z nich je komůrka. Toto bludiště je výhodné pro živočichy, kteří žijí v úzkých prostorách, tedy se rádi ukryjí z otevřené arény, která by mohla být zdrojem nebezpečí do komůrky (např. potkani). Toto bludiště je také často používáno pro zjišťování efektu různých látek na pohybovou aktivitu a prostorovou orientaci u testovaných zvířat (potkanů; Casarrubea a kol., 2010; Casarrubea a kol., 2011).

#### 4.6. Morrisovo vodní bludiště (MWM Morris Water Maze)

Ačkoliv původní Morrisovo bludiště bylo navrženo především pro potkany (Morris, 1984), jeho modifikace lze využít i pro řadu dalších druhů živočichů. Tímto typem bludiště lze úspěšně testovat jak neprostorové diskriminační úlohy, tak i různé prostorové úlohy (Morris, 1984). V této práci bych

se zabývala především využitím pro testování prostorové orientace a tedy použitých mechanismů navigace. Velká výhoda Morrisova vodního bludiště spočívá ve snadné a úspěšné motivovatelnosti živočichů, u kterých je jinak motivace značně obtížná. Může se jednat jak o plazy (Beltrami a kol., 2010), kteří jsou díky svému pomalému metabolismu těžko motivovatelní potravně, ale také třeba o myši, u kterých je například motivace pomocí slabého elektrického výboje nevhodná kvůli moc velké stresové zátěži. Další výhodou tohoto bludiště je také odstranění pachových značek, což může být občas problém u jiných typů bludišť, například radiálních (Jeffery, 2003).

Morrisovo bludiště se nejčastěji skládá z kruhové neprůhledné nádrže na vodu, často je však používána i nádrž hexagonální (Beltrami a kol., 2010). Uvnitř této nádrže je napuštěna voda o teplotě optimální vzhledem k danému druhu, který je zde testován. Voda bývá zakalena, většinou se používá rozpuštěná křída, ale i další látky jako mléko a podobně. Úkolem v tomto bludišti je, aby testovaný subjekt našel ostrůvek ukrytý těsně pod hladinou vody a vylezl na něj, při vypouštění do vody z různých míst kolem obvodu nádrže. Tento ostrůvek je vyroben nejčastěji z průhledného plastu a navrhován tak, aby byla jeho identifikace v zakalené vodě nemožná, pokud není testovaný subjekt přímo u něj (obr. 6). Tento ostrůvek bývá většinou umístěn stabilně během celého pokusu a to nejčastěji ve středu jednoho ze čtyř kvadrantů arény (Morris, 1981). Experimentálně bylo dokázáno (Morris a kol., 1982), že při narušení funkce hippocampu je schopnost najít ostrůvek velmi snížena, což by podporovalo teorii, že tato část mozku je klíčová pro schopnost utvářet si kognitivní mapu (Jeffery, 2003).



Obr. 6 Schéma průřezu Morrisovým vodním bludištěm, převzato z Morris, 1984

Pro určité úlohy (pro diskriminační i prostorové) mohou být umístěny v aréně ostrůvky dva, jeden na pevně připevněný k podložce a druhý, který plave na hladině. Oba dva ostrůvky jsou viditelné, avšak pokud testovaný živočich (potkan) vlezl na plovoucí ostrůvek, ten se pod ním potopí. V tomto typu úlohy si tedy musí potkan zapamatovat polohu pevného ostrůvku (Morris, 1984), která je definována vzhledem k místnosti (room frame; diskriminační úloha). Dva ostrůvky, jeden průhledný a těsně pod hladinou vody a druhý neprůhledný a nad hladinou vody, mohou být také použity v jiném typu experimentů, které testují rozdíl v rychlosti zapamatování si viditelného či ponořeného ostrůvku (Morris, 1981). V pokusu Morrise (1981) bylo dokázáno, že potkani si zapamatovali polohu

ponořeného ostrůvku jen o málo pomaleji než polohu ostrůvku viditelného, tedy, že lze ponořeného ostrůvku bez problémů používat.

V Morrisově bludišti se nejčastěji testuje schopnost učení, měří se tedy trajektorie, kterou zvíře urazí z místa, kde bylo vypuštěno do místa, kde se nachází skrytý ostrůvek a čas, který k tomu potřebovalo. Často se po uplynutí předem stanoveného času, ve kterém zvíře nebylo schopno najít skrytý ostrůvek, testovaný subjekt mechanicky položí na ostrůvek, kde se ponechá určitou dobu. Pokud je testovaný subjekt schopen se učit a úspěšně se orientovat v prostoru, měla by se zkracovat trajektorie i čas potřebný k nalezení ostrůvku. Experiment provedený v tomto typu bludiště při konstantním umístění skrytého ostrůvku poskytl důkaz o schopnosti potkanů vytvářet kognitivní mapu a pomocí ní se úspěšně orientovat v prostředí (Morris, 1981). V tomto experimentu byli potkani vypouštěni z různých míst, a tedy nemohli najít ostrůvek pomocí zapamatování si sekvencí pohybů určitým směrem (route). Také bylo zamezeno vzniku jakýchkoliv lokálních značek, pomocí nichž by se mohli navigovat.

V Morrisově vodním bludišti lze podobně jako v úloze aktivního vyhýbání se místu (AAPA) definovat polohu ostrůvku jak vzhledem k proximálním značkám, tedy značkám umístěným v bludišti nebo vzhledem k značkám distálními (např. zařízení místnosti). Odstraněním jednoho z typů těchto značek (například zamezením přístupu k distálním značkám zatažením závěsu okolo bludiště) můžeme tedy testovat, které značky byly pro navigaci použity. Avšak je důležité, že tento typ bludiště lze vyřešit pouze použitím allothetické navigace, protože chybí jakákoliv lokální značka ve smyslu majáku (viz cue learning), (Jeffery, 2003). Použití allothetické navigace bylo experimentálně ověřeno postupným zamezením přístupu k vzdáleným značkám pomocí závěsu při absenci jakýchkoliv vnitroarénových značek. Potkani byli schopni najít ostrůvek i po částečné ztrátě informací (po zatažení závěsu okolo kvadrantu, ve kterém byl umístěn ostrůvek) z okolí což dokazuje, že ani jedna z distálních značek nebyla esenciální. Po zatažení závěsu kolem celého bludiště již hledali potkani ostrůvek nahodile (Morris, 1984). Dalším důkazem, že pro řešení tohoto typu bludiště je použito allothetické navigace může být zatemnění. V tomto případě jsou zvířata neschopna se orientovat a hledají ostrůvek pouze náhodným plaváním (Morris, 1984).

Moghaddam a Bureš (1996) tvrdí, že Morrisovo vodní bludiště mohou testovaná zvířata (potkani) vyřešit i pouze na základě idiothetické navigace. Tento experiment však musí splňovat několik podmínek, zvířata nesmí mít k dispozici žádný mimoarénový signál (například akustický), a tedy je také pomocí závěsu zamezeno přístupu k distálním značkám a hledaný ostrůvek musí být stále na stejném místě. Ke vzniku úspěšné navigace pomocí idiotheze je však zapotřebí většího času (při použití pouze idiotheze se snížila doba hledání ostrůvku během 24 pokusů (1 pokus za den) z 47s na 16s, při použití allothetické navigace se snížila doba hledání ostrůvku během 4 pokusů z 20s na 5s).

Jak už jsem zmínila, Morrisovo vodní bludiště je velmi vhodné pro testování prostorové orientace avšak lze ho s úspěchem použít také pro testování citlivosti živočicha k podaným chemickým látkám (například narušujících funkci určitých částí mozku a tedy testování vlivů na schopnost orientace) a srovnání účinku těchto látek v jiných typech bludišť (např. AAPA; Stuchlík a kol., 2004; Frye a Walf, 2011).

Přestože jsem popsala Morrisovo vodní bludiště jako velmi vhodné pro testování celé řady živočichů a uvedla zde jaké má toto bludiště výhody, chtěla bych uvést zároveň i několik nevýhod. První nevýhodou je, že nelze zvyšovat či snižovat hodnotu motivace v této úloze (na rozdíl od např. elektrického šoku v AAPA), avšak domnívám se, že motivace nalézt ostrůvek a tedy neutopit se je i přesto dostačující. Další značnou nevýhodou je, že u této úlohy musí být přítomen člověk, aby mohl případně zamezit utopení testovaného subjektu, nelze tedy tuto úlohu plně zautomatizovat. Jako

poslední nevýhodu bych uvedla skutečnost, že ponoření do vody může vyvolat u některých živočichů stres, který se může negativně projevit na průkaznosti vlivu podaných chemických látek (Morris, 1984).

#### 4.7. Porovnání typů bludišť

Jednotlivá bludiště se navzájem liší jak nároky kladenými na vyřešení tak nutností zapojit jiné navigační mechanismy. Ve všech bludištích existuje možnost použití k navigaci k cíli integrace dráhy, avšak myslím si, že vzhledem k výrazné akumulaci chyb musí být tato navigace kalibrována jinými navigačními mechanismy. Jelikož je k vyhřívání či osvětlení bludišť často používáno žárovek, existuje možnost navigace i podle teplotního gradientu. Možnost použití magnetického pole není často při navrhování bludišť také vyloučena, což může být spolu s pro nás nezjistitelnými olfaktorickými či akustickými signály další složkou užívanou testovanými subjekty k navigaci. Tyto možnosti by tedy měly být při konstrukci bludišť a následnému vyhodnocování výsledků brány v potaz.

Nejjednodušší bludiště je dle mého názoru T-bludiště, ve kterém se testovaný subjekt musí pouze rozhodnout, zda odbočit vpravo či vlevo. Použitými mechanismy jsou nejčastěji zřejmě stimulus-response, v případě odlišení jednoho z ramen lokální značkou se může jednat o cue learning. Pokud je v T-bludišti přístup k distálním značkám je zde možnost zapamatování si cílového ramene pomocí allothetické navigace. Pokročilejším a tedy náročnějším na řešení jsou radiální bludiště, zde již musí testovaný subjekt volit mezi několika rameny, a proto musí použít komplexnější navigační mechanismy. Pokud by byly v bludišti lokální značky mohlo by být použito cue learning. Pokud nejsou uvnitř bludiště žádné lokální značky, musí se živočich navigovat pomocí mimoarévných značek, tedy použít allothetickou navigaci. Rotací radiálních bludišť lze i odlišit použití distálních značek od použití značek lokálních.

Hole-board je podle mého názoru již bludištěm, ve kterém lze použít více strategií a to podle umístění značek. Jednat se může o taxonovou navigaci a to v případě, že se vzhled arény nemění, avšak dle mého názoru není využití tohoto navigačního mechanismu časté. Dále může být použito cue learning (lokální značka) a allotheze (distální značky).

Aréna používaná pro AAPA vyžaduje kombinaci allothetické navigace podle mimoarévných značek s navigací podle značek vnitroarévných. Možnost použití cue learning je dle mého názoru nepravděpodobná avšak možná, pokud by byla zakázaná oblast definována lokální značkou.

Morrisovo vodní bludiště je dle mého názoru nejsložitějším typem bludiště, protože testovaný subjekt musí neustále sledovat polohu distálních značek a porovnávat jí s vlastní polohou (Jeffery, 2003). K jeho řešení lze využít opět cue learning (lokální značka) avšak nejčastěji je používána allothetická navigace. Při podání látek narušujících schopnost řešení prostorových úloh bylo zjištěno, že řešení Morrisova vodního bludiště je u testovaných subjektů často narušeno při menších dávkách než například u úlohy AAPA (Stuchlík a kol., 2004). Avšak studie zabývající se funkcí hippocampu ukázaly, že MWM klade na hippocampální funkce menší nároky než AAPA (Cimadevilla a kol., 2001). Z toho vyplývá, že testování zvířat ke stejnému účelu v obou úlohách, tedy v Morrisově vodním bludišti a AAPA, je velice vhodným nástrojem pro zjišťování vlivu látek narušujících schopnost řešení prostorových úloh a pro studium zabývající se strukturami v mozku s prostorovou orientací souvisejících.

## 5. III. Testování prostorové orientace u plazů s důrazem na allothetickou orientaci

V následující kapitole uvádím všechny dostupné studie od nejjednodušších až po nejsložitější, které se alespoň teoreticky vztahují k allothetické navigaci.

### 5.1. Testování mechanismů navigace u želv

Želvy jsou důležitou skupinou vzhledem k prostorové orientaci nejen proto, že jsou z tohoto hlediska nejprozkoumanější skupinou plazů a tedy i s největším počtem studií zabývajících se tímto tématem (cca 31, Web of Knowledge), avšak také proto, že pro tuto skupinu jsou dobře vyvinuté metodiky testování jednotlivých typů navigace. Proto se těchto poznatků může využít i pro další skupiny plazů, které již tak dobře prozkoumané mechanismy navigace nemají.

#### *Želva *Mauremys leprosa**

V experimentu Muñoze (2004) bylo zjišťováno, zda jsou želvy maurské *Mauremys leprosa* schopny rozeznávat chemickou značku ve vodě a uzpůsobit podle toho svoje chování. Tato úloha je tedy spíše diskriminační než prostorová. Pro toto testování byly použity dvě nádrže s vodou, vždy jednou čistou a jednou s chemickou značkou, které byly spojeny dvěma rampami. Na tyto rampy byly pokládány želvy, které si měly zvolit mezi dvěma nádržemi. Experiment měl tři části, v první si želvy volily mezi nádrží s čistou vodou a nádrží s vodou z jejich vlastní nádrže, v druhé části si volily mezi nádrží s čistou vodou a nádrží s vodou z nádrže jedince stejného pohlaví a v poslední, třetí části si volily mezi nádrží s čistou vodou a nádrží s vodou z nádrže jedince opačného pohlaví. Kolem nádrží byla natažena látka, aby bylo zamezeno solárním a vizuálním značkám. Každá želva byla testována ve všech třech částech experimentu, které se konaly vždy po nejméně šesti dnech. Každá část testu trvala 8 hodin. Pokud byla želva po skončení testu venku z vody (na rampách) bylo zaznamenáno, že ne zvolila žádnou z nádrží. Jako možnost, kdy si želva zvolila jednu z nádrží, bylo považováno, pokud tam strávila více jak 60% z celkového času, jinak to bylo opět zaznamenáno jako žádná preference mezi dvěma nádržemi.

Ukázalo se, že preference nádrží se mění mezi pohlavími i mezi ročními obdobími. Mimo rozmnožovací sezónu se želvy vyhýbaly nádrží s vodou od jedinců opačného pohlaví a neměli žádnou preferenci mezi vodou vlastní a vodou od jedinců stejného pohlaví. V rozmnožovací sezóně samci preferovali nádrž s vodou od samic a také nádrž s vlastní vodou před vodou čistou a naopak se vyhýbali nádrží s vodou od samců. Naproti tomu samice preferovaly nádrž s vodou od jiných samic, ale nedávaly přednost nádrží s vodou vlastní nebo od samců před nádrží s čistou vodou.

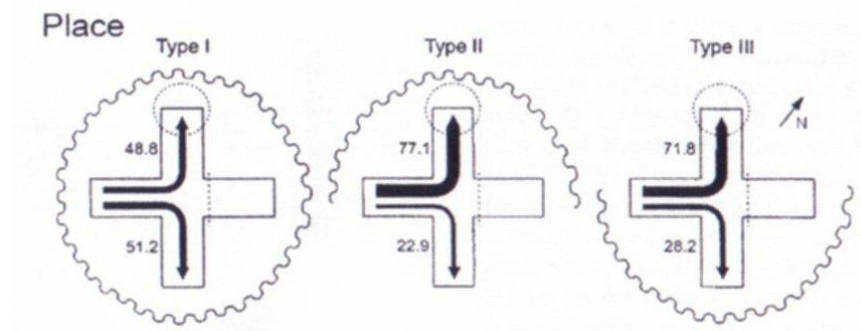
#### Shrnutí

Výsledkem tohoto pokusu je důkaz, že želvy *Mauremys leprosa* jsou schopny rozpoznávat chemické značky ve vodě (od jiných jedinců) a že jsou schopny podle těchto značek měnit své chování. Mimo rozmnožovací sezónu se želvy vyhýbali nádrží s vodou od jedinců stejného pohlaví, avšak v rozmnožovací sezóně naopak samci preferovali nádrž s vodou od samic a vyhýbali se nádrží s vodou od samců. Samice naopak preferovaly nádrž s vodou od jedinců stejného pohlaví, což by odpovídalo agregaci v přírodě a tím zvýšení šance na oplodnění. Vzhledem k tomu, že poloha nádrže s čistou vodou byla volena náhodně, nemohly želvy využít při navigaci do nádrže prostého zahýbání vlevo, či vpravo. Použitou navigací byla tedy buď allothetická navigace na základě chemických značek, nebo navigace podle chemického gradientu. Díky tomuto experimentu a důkazu, že želvy jsou schopny reagovat na chemické značky, by se měla věnovat chemickým značkám větší pozornost a zvláště při

konstrukcích bludišť, kde mohou pro nás nezjistitelné chemické značky ovlivnit výsledky experimentů. Dále by se tohoto zjištění mohlo využít při experimentech zabývajících se prostorovou orientací a to při použití pachových značek místo například značek vizuálních či taktilních. Dále by mohlo být využito pachu jako důkazu o přítomnosti predátora (např. různé svlečky hadů), místo nápodoby útoku predátora (např. Paulissen, 2008).

### **Želva *Pseudemys scripta* (*Trachemys scripta*)**

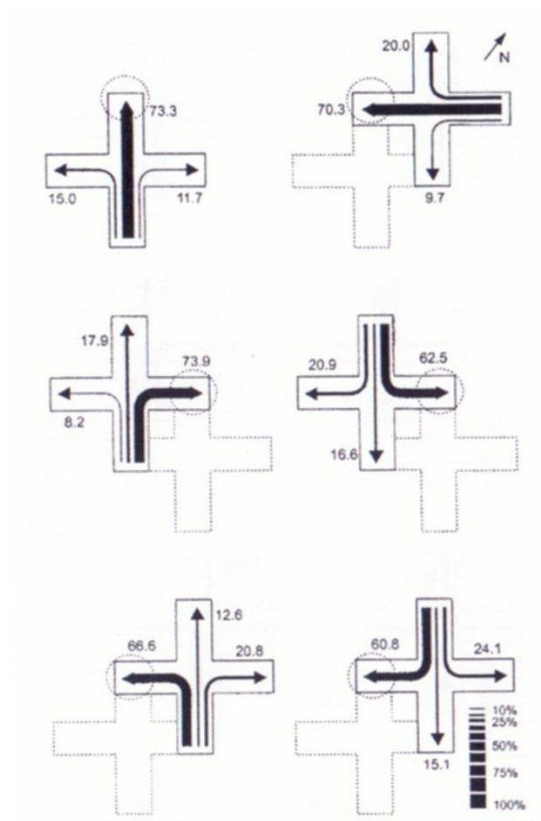
Podstatou experimentu Lópeze a kol. (2000) bylo testování schopnosti allothetické navigace u želv nádherných (*Pseudemys scripta* (*Trachemys scripta*)) v čtyřramenném bludišti. Do jednoho z ramen byla potravně deprivovaná zvířata vypouštěna na začátku pokusů a měla si zvolit ze zbylých tří ramen, přičemž vždy pouze jedno z ramen obsahovalo potravu. V první části experimentu (place procedure) bylo testováno, zda jsou želvy schopny zapamatovat si polohu cílového ramene bludiště vzhledem k distálním optickým značkám umístěných mimo bludiště, tedy vzhledem k vybavení místnosti. Při použití allothetické navigace by žádná ze značek neměla být klíčová a tedy její odstranění by nemělo mít pro orientaci želv v bludišti zásadní vliv. Polovina testovaných zvířat v této úloze měla určeno cílové rameno jako jihovýchodní, zatímco druhá polovina severozápadní což vylučovalo použití jiných strategií jako například vždy zahýbat doprava. Aby se potvrdilo, že se želvy orientují podle distálních značek a využívají přitom allothetickou navigaci byla jim v další části experimentu zakryta závěsem polovina značek a v poslední části experimentu byly zakryty značky všechny (obr. 7)



*Obr. 7 Testování orientace podle distálních značek. Tečkovaný kruh označuje cílové rameno, vlnkovaná čára závěs zakrývající distální značky. Čísla u šipek označují procenty, kolikrát byl označený směr zvolen testovanými zvířaty. Převzato z Lópeze a kol., 2000*

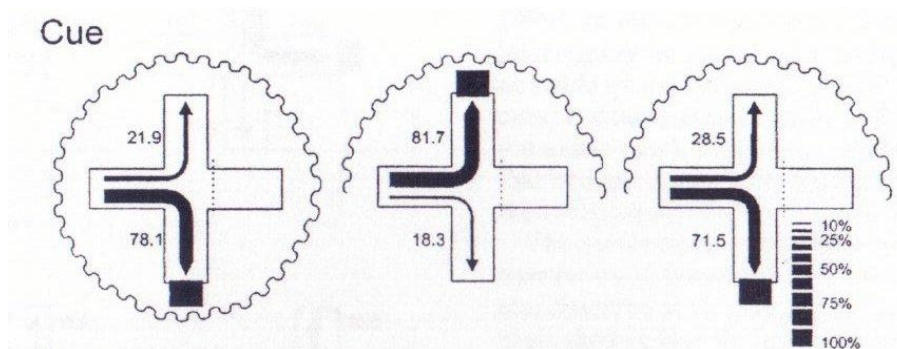
Pokud by testované želvy používaly pro svoji orientaci vytvoření kognitivní mapy, měly by být schopné úspěšně navigovat na stejné místo, tedy do ramene bludiště, ve kterém byla uložena potravina, i po přemístění na místo kde předtím nebyly. Proto byla provedena ještě část experimentu, při které bylo ramenné bludiště pootočeno, avšak s potravou zůstal na stejném místě vzhledem k distálním značkám (obr. 8). Želvy byly také pokládány do jiných počátečních pozic (startovních pozic).



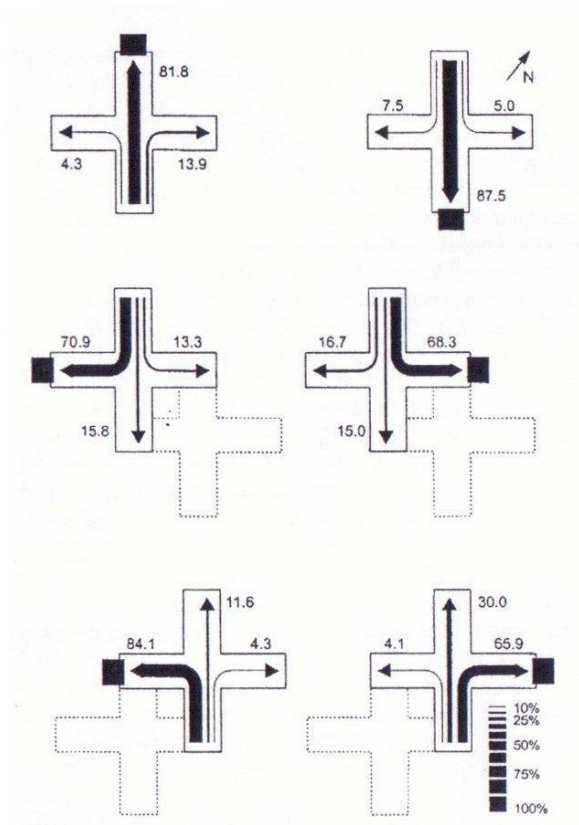


Obr. 8 Rotace bludiště. Tečkovaná silueta označuje původní polohu bludiště, tečkovaná kružnice cíl a čísla u šipek označují procenty, kolikrát byl označený směr zvolen testovanými zvířaty. Převzato z López a kol., 2000.

Další část zvířat byla testována v jiném typu experimentu (cue procedure), v ní bylo zjišťováno, jestli jsou želvy schopny úspěšně se navigovat pomocí jediné vnitroarénové značky. Toto značkou byl červený panel, který byl umístěn na konci ramene s potravou. Umístění toho panelu se měnilo tak aby byl v polovině pokusů v rameni umístěném severovýchodně a v polovině pokusů v rameni umístěném jihozápadně. Důkazem, že želvy v tomto experimentu využívali cue learning je, že i po částečném i úplném odstranění distálních vizuálních značek (obr. 9) byly nadále schopny úspěšně nalézt cílové rameno a stejných výsledků dosahovaly i po rotaci bludiště (obr. 10).



Obr. 9 Testování orientace podle jedné vnitroarénové značky. Černý obdélník označuje cílové rameno se značkou, vlnkovaná čára závěs zakrývající distální značky. Čísla u šipek označují procenty, kolikrát byl označený směr zvolen testovanými zvířaty. Převzato z López a kol., 2000.

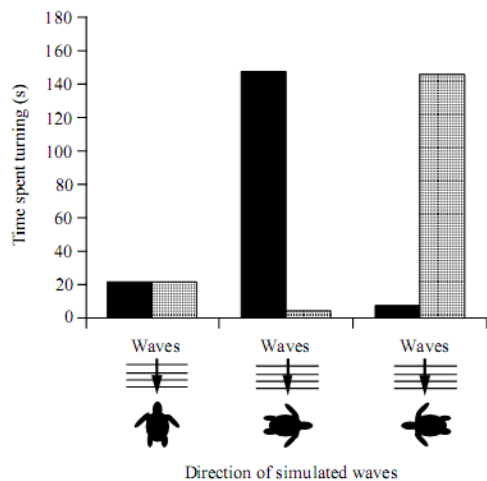


Obr. 10 Rotace bludiště. Tečkovaná silueta označuje původní polohu bludiště, černý obdélník cíl a čísla u šipek označují procenty, kolikrát byl označený směr zvolen testovanými zvířaty. Převzato z López a kol., 2000.

## Shrnutí

V tomto experimentu bylo dokázáno, že želvy *Pseudemys scripta* (*Trachemys scripta*) jsou schopny orientovat se pomocí allothetické navigace podle distálních optických značek. Vzhledem k tomu, že v první části experimentu nebyla uvnitř bludiště umístěna žádná lokální značka, nebylo možné navigovat pomocí klíčové značky tkzv. cue learning. Důkazem, že ke své navigaci želvy nepoužívaly další typ navigace založený na prostém odbočení vpravo či vlevo (například SR odpověď na stimulus) je, že byly schopny nalézt cílové rameno i po rotaci bludiště, kdy byly vypouštěny z různých míst. Dalším důkazem použití allothetické navigace a ne strategie SR je, že i po zamezení přístupu k polovině značek byly želvy schopny se úspěšně orientovat, avšak po zamezení přístupu ke všem značkám byla již jejich orientace v bludišti nahodilá. V druhé části experimentu bylo dokázáno, že želvy se dokážou navigovat i pouze pomocí cue learning a tedy zamezení přístupu k distálním značkám i rotace bludiště neměla na jejich navigaci vliv. Je tedy zřejmé, že želvy jsou schopny používat oba typy navigace. Vzhledem k tomu, že želvy byly schopné orientovat se v první části experimentu i po rotaci bludiště, musely si zapamatovat prostorové vztahy mezi distálními značkami (zařízením místnosti) a polohou cílového ramene. Želvy jsou tedy zřejmě schopné vytvořit si kognitivní mapu.

## Želva *Caretta caretta*



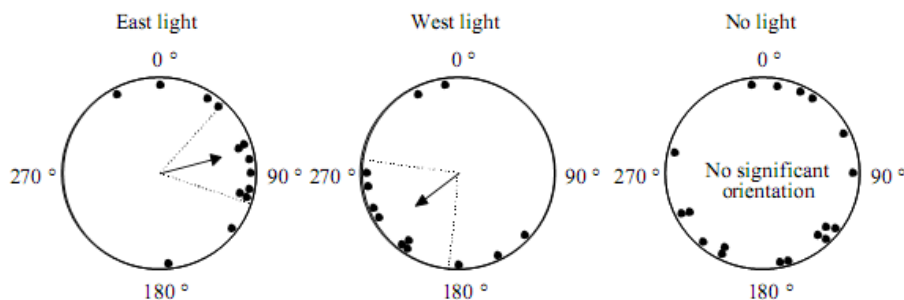
Obr. 11 Na tomto grafu je znázorněna doba, po kterou se želvy *Caretta caretta* snažily obrátit vlevo (černý sloupec) a vpravo (šedý sloupec) při pohybu vln zepředu, zleva a zprava. Převzato z Lohmann a Lohmann, 1996a.

V pokusu Lohmannových (1996) byly testovány mechanismy navigace želv obecných *Caretta caretta*. Zjišťovány byly především mechanismy použité k navigaci v pobřežních vodách, protože k navigaci ze souše k moři používají čerstvě vylíhlé želvy světlejšího nebe nad mořem (v Lohmann a Lohmann, 1996), a dále i použití mechanismů navigace v moři. Na tomto procesu se podílí celá řada typů navigace. Autoři předpokládali, že vylíhlé želvy se orientují u pobřeží pomocí rozpoznání směru vln. Proto byly želvy testovány v laboratoři za použití stroje simulujícího pohyb vln z různých stran. Zjištěno bylo, že želvy jsou opravdu schopny rozeznat směr vln a tomuto směru se přizpůsobují (idiotetická navigace) (obr. 11).

Dále bylo testováno, zda želvy používají navigaci pomocí magnetického kompasu také při orientaci v pobřežních vodách a zda je tato schopnost vrozená.

Ve studii Lohmanna a Lohmanna (1994) bylo

zjišťováno, zda použití světelných značek ovlivní nastavení magnetického kompasu. V této studii byly čerstvě vylíhlé želvy vystaveny světlu buď z východu či ze západu. Ty želvy, které byly chovány se světlem z východu, se pak při testování ve tmě navigovaly směrem k magnetickému východu a želvy chovány ve světle ze západu se orientovaly směrem k magnetickému západu. Dále tedy bylo zjišťováno, zda nastavení magnetického kompasu probíhá během cesty čerstvě vylíhlých želv z pevniny do moře. Želvy, které byly chovány za světla, se navigovaly při testování za tmy náhodně (obr. 12). Toto zjištění dokazuje, že vystavení čerstvě vylíhlých želv světlu ovlivňuje jejich schopnost navigovat se podle magnetické orientace a že toto nastavování magnetického kompasu probíhá během cesty čerstvě vylíhlých želv do moře.



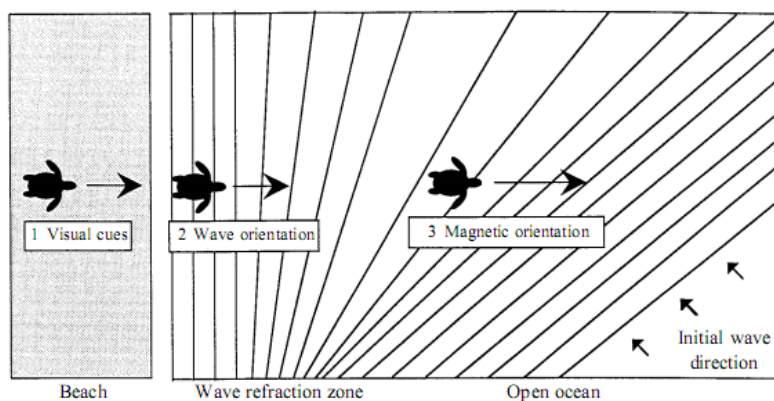
Obr. 12 Schéma ukazující směr pohybu želv *Caretta caretta* při chovu za světla z východu, západu a při plném světle. Převzato z Lohmann a Lohmann, 1996a.

Při dalších testech, kdy byly želvy testovány s rotovaným magnetickým polem (uměle vytvořeným) se ukázalo, že pohyb želv se při rotaci magnetického pole rotoval také. V poslední části pokusu bylo testováno, zda jsou želvy schopny rozpoznat inklinaci magnetického pole Země. Čerstvě vylíhlé želvy byly vystavovány magnetickému poli s inklinací 60° a 30°. Želvy vystavované inklinaci magnetického pole 60° plavaly východním směrem a želvy s 30° inklinací jiho-západním směrem, stejně jako by musely plavat při výskytu v přírodě v místech s těmito inklinacemi. Z toho vyplývá, že želvy mají

vrozené místní charakteristiky magnetického pole. Podobný pokus byl proveden také s další složkou magnetického pole a to s intenzitou. Čerstvě vylíhlé želvy proto byly vystavovány, buď silnější intenzitě magnetického pole než by byla v přírodě, nebo slabší intenzitě magnetického pole. Zjištěno bylo, že želvy vystavované silnější intenzitě magnetického pole se orientovaly východně a želvy vystavované slabší intenzitě magnetického pole se orientovaly západně.

#### Shrnutí

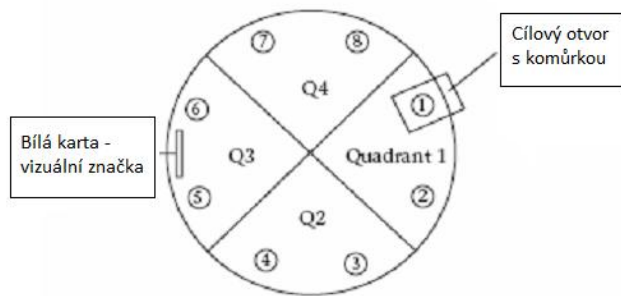
V tomto experimentu bylo zjištěno, že čerstvě vylíhlé želvy *Caretta caretta* se orientují pomocí tří mechanismů. Při hledání moře se želvy navigují vizuálně a to podle světlejšího nebe nad mořem či podle světla Měsíce (použití cue learning a Měsíce jako jediné značky nebo navigace pomocí nebeských těles nebo navigace pomocí světelného gradientu). Dále v moři blízko pobřeží se mláďata želv navigují pomocí idiotheze, tedy podle směru vln. K dalšímu pohybu v moři želvy používají magnetický kompas (obr. 13). Dále bylo zjištěno, že želvy jsou schopny rozeznávat jak inklinaci, tak intenzitu magnetického pole a díky těmto složkám magnetického pole se navigovat. Na tuto práci navazuje studie Lohmanna a kol. (1999), ve které bylo pomocí satelitního sledování dospělých želv dokázáno, že dospělé želvy jsou při svých migracích schopny využívat lokálních charakteristik magnetického pole jako značky, díky kterým (zřejmě spolu s chemickými značkami) jsou schopny nalézt konkrétní místo v moři.



Obr. 13 Schéma ukazující mechanismy navigace při pohybu želv *Caretta caretta* z pláže (vizuální navigace) v pobřežních vodách (navigace podle směru vln) a při dalším pohybu v moři (navigace pomocí magnetického kompasu). Převzato z Lohmann a Lohmann, 1996a.

## 5.2. Testování mechanismů navigace u hadů

### Užovka *Pantherophis guttatus* (*Elaphe guttata guttata*)



Obr. 14 Hole-board bludiště s vyznačenými polohami vizuální značky a cílového otvoru, převzato z Holtzman a kol., 1999

středu arény avšak vždy jiným směrem. Uvnitř arény byla umístěna bílá karta, která sloužila jako orientační značka (obr. 14) a její poloha byla měněna u každé skupiny zvířat, tedy každá skupina měla umístěnu značku v jiném kvadrantu. Cílová komůrka byla umístována pro každou skupinu hadů do náhodného kvadrantu. Kolem bludiště byl zatažen černý závěs, aby se zamezilo přístupu k jakýmkoliv mimoarénovým značkám. Mezi každým pokusem bylo toto bludiště umyto, čímž byly odstraněny nežádoucí pachové či vizuální značky. Nad bludištěm bylo umístěno sedm žárovek, které ozařovaly vnitřek arény, což posilovalo tendenci hadů najít komůrku a schovat se do ní. Výsledkem 16 testů, které proběhly během čtyř dnů bylo, že hadi byli schopni nalézt komůrku rychleji, použít k tomu kratší trasu a navíc byla snížena chybovost, tedy hledání komůrky ve špatném kvadrantu.

#### Shrnutí

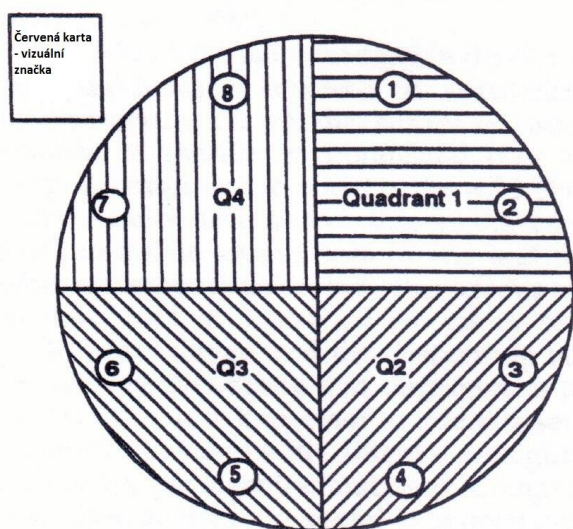
Jelikož cílem této studie nebylo zkoumání navigačních mechanismů, nelze určit, který ze způsobů navigace byl použit. Umístění jediné lokální značky, podle které byli hadi schopni naučit se orientovat, ukazuje na užití cue learning. Na tuto možnost ukazuje také fakt, že pokud by využili této značky pouze jako stimulu (viz další mechanismy navigace), museli by hadi nejdříve přilézt až ke značce a poté teprve pokračovat k cílovému místu. V závěru práce však autoři udávají, že trajektorie byly převážně přímé k cílovému místu. Použitý mechanismus navigace však není jistý také vzhledem k tomu, že umístění žárovek mohlo tvořit tepelný gradient, podle kterého se mohli hadi taktéž navigovat. Podobně je tomu i u samotné značky, kdy autoři sami píší, že je možné že vylučovala nějaké chemické látky, které mohly tvořit chemický gradient.

Následující experiment byl proveden proto, aby dokázal, že hadi jsou schopni naučit se úspěšně řešit prostorové úlohy, pokud jsou tyto úlohy prováděny v bludištích využívajících jejich přirozeného chování. V tomto případě bylo využito exploračního a únikového chování hadů.

V experimentu Holtzman a kol. (1999) bylo testováno, zda jsou užovky červené (*Pantherophis guttatus* (*Elaphe guttata guttata*)) schopny najít v hole-board aréně s 16 otvory komůrku uloženou pod jedním z otvorů tak, že nebyla z povrchu arény viditelná. Užovky byly vypouštěny do

## Krajta *Anteresia maculosus*

V experimentu Stoneové a kol. (2000) bylo cílem zjistit, jestli jsou i jiní hadi než užovky (viz výše) schopni naučit se prostorovou úlohu, pokud budou testováni v bludišti navrženém podle jejich přirozeného prostředí a chování v něm.



Obr. 15 Schéma hole-board bludiště. Převzato z Holtzman a kol., 2000

noční živočichové a proto je mohlo přímé světlo v aréně stresovat. Krajty se také v porovnání s užovkami (viz výše) pohybovaly pomaleji a neprozkoumávaly arénu.

Zvířata, která se naučila polohu cílového otvoru (tedy našla cílový otvor do deseti minut v osmi z deseti posledních pokusů), byla testována postupně v úlohách, kdy byla o 90° pootočena červená karta (vizuální lokální značka), dále v úloze kdy byla pootočena o 90° celá aréna, poté jak aréna, tak karta a v poslední úloze bylo pootočeno o 90° páskování na podlaze.

### Shrnutí

Po vyhodnocení těchto úloh bylo zjištěno, že krajty *Anteresia maculosus* zřejmě nevyužívali jednu navigační strategii a jejich výsledky byly značně nejednotné. Po odebrání karty byly kromě jednoho subjektu všichni schopni i nadále nalézt cílový otvor, což by ukazovalo, že použitou strategií není cue learning. Po rotaci karty jeden z hadů rotoval také pozici cíle a jeden z hadů rotoval svoji navigaci podle rotace páskového vzoru. Většina subjektů však rotovala pozici cíle pouze při rotaci karty i celé arény. Narozdíl od předchozího experimentu (Holtzman a kol., 1999) se u hadů během testů zkracovala pouze doba hledání cílového otvoru. Dle mého názoru byly navigační strategie používány krajtami *Anteresia maculosus* individuálně a podle aktuální situace, tedy podle toho, co bylo v aréně změněno. Není také zřejmé, zda bylo použito páskování jako taktilní značka či jako vizuální, i když podle mého názoru se jednalo spíše o první případ. Hadi se také mohli navigovat podle teplotního gradientu vznikajícího kolem jednotlivých žárovek či podle dalších mechanismů, jako například magnetická orientace. V tomto experimentu tedy bylo pravděpodobně použito více navigačních mechanismů založených především na kombinaci lokální vizuální značky (červené karty) a taktilních (a možná také vizuálních) značek tvořených páskováním. Rozdílné výsledky mohly být taktéž způsobeny individuálními personalitami hadů (Chiszar a Carter, 1975; Dutton a Andersson, 2002; v Stone a kol., 2000), což mohlo ovlivnit jak jejich rozdílnou tendenci k exploraci, tak jejich schopnost učení.

### 5.3. Testování mechanismů navigace u gekonů

#### **Gekon *Gehyra variegata***

V experimentu Grubera a Henleho (2004) byla testována schopnost gekonů *Gehyra variegata* vrátit se na strom, ze kterého byli přesunuti na jeden ze sousedních stromů (homing). Vzdálenost, na kterou byli přesouváni, se pohybovala mezi 10 až 30m. Testováno bylo 50 zvířat, z nichž polovina sloužila jako kontrolní skupina, která byla vypuštěna zpět na strom, ze kterého byli chyceni. Druhá polovina byla označena fluorescenčním práškem a za soumraku vypuštěna na jeden ze sousedních stromů tak, aby byl původní strom viditelný. Trasa přesunutých gekonů byla zkoumána v noci následující po vypuštění. Z 25 zvířat ponechaných na stromě, ze kterého byli chyceni, tam zůstalo 23. Z 25 zvířat přesunutých na sousední stromy zůstalo na stromě 14 a 11 se vrátilo na původní strom. Trasa těchto 11 byla téměř přímá. Důvodem proč 14 z 25 zvířat zůstalo na stromě a nesnažilo se vrátit zpět na původní strom, může být, že to byli tzv. „floaters“ tedy jedinci, kteří nemají vlastní teritorium a pohybují se mezi stromy. Vzhledem k tomu že jedinci byli do dvou skupin po 25 rozřazeni náhodně, je možné že ve skupině, která byla navrácena na původní strom, bylo málo „floaters“ a tedy proto opustili tuto lokalitu jen dva jedinci. Dalším důvodem může být, že jelikož jedinci, kteří byli přesunuti a kteří byli označováni fluorescenčním práškem, mohli mít větší motivaci vrátit se zpět než jedinci, se kterými tolik manipulováno nebylo. A je také možné, že na stromě, kam byli jedinci přesunuti, nebyl žádný původní jedinec, který by je vyhnal ze svého teritoria, a proto se na původní strom nevrátili všichni. Důležité také je, jak se vlastně jedinci, kteří se vrátili zpět na původní lokalitu, navigovali. Autoři vylučují možnost používání polarizovaného světla vzhledem k tomu, že jedinci se přesouvali v noci. Dále pak vyloučili možnost použití kompasů, protože na tak krátké vzdálenosti by musela být jejich navigace velmi přesná. Proto považují za pravděpodobné použití čichu a vizuální navigace. Po použití počítačové modelace pohybu gekonů a srovnáním s pozorovaným pohybem gekonů došli autoři k závěru, že použita byla hlavně vizuální navigace, která nejlépe korelovala s daty udávanými počítačem. Dále pak autoři pomocí počítačové modelace určili jako pravděpodobnou navigaci k původnímu stromu náhodný přesun na jeden ze tří sousedních stromů, který je viditelný.

#### Shrnutí

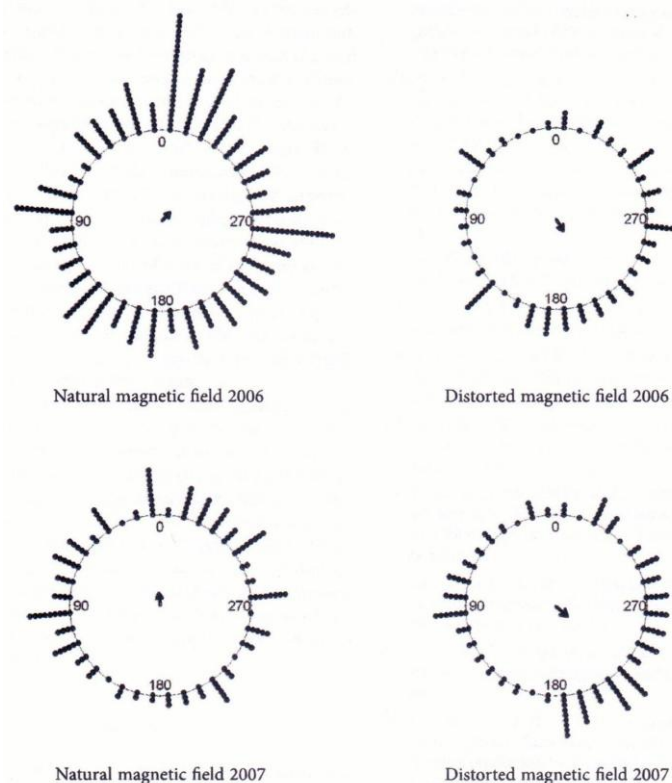
V tomto experimentu bylo dokázáno, že gekoni jsou schopni navigovat se zpět na strom, ze kterého byli přemístěni. Dále pak bylo pomocí počítačového programu dokázáno, že nejdůležitější pro tento přesun je vizuální navigace a že mechanismus přesunu je, že se přesouvali náhodně na jeden ze tří sousedních stromů, které byli viditelné, což snížilo hrozbu predace, které by se vystavovali, pokud by se přesouvali na delší vzdálenosti. Tato zjištění pokládají autoři za velmi důležitá pro budoucí predikci populační dynamiky těchto gekonů a pro následující ochranu ohrožených druhů ve fragmentovaných prostředích. Je však možné, že gekoni kromě vizuální navigace používali i jiné, jako například již zmíněnou olfaktorickou navigaci. V tomto případě tedy zřejmě nebyla použita allothetická navigace, protože gekoni si nepamatovali vztahy mezi jednotlivými stromy a stromem původním, ale pohybovali se náhodně. Tento pokus je důležitý především proto, aby se v dalších experimentech s variantou, že testované subjekty používají nějakou další, jednodušší (náhodnou) strategii počítalo a případně eliminovalo.

#### **Gekon *Cyrtodactylus philippinus***

V experimentu, ve kterém byli použiti gekoni *Cyrtodactylus philippinus* (Marek a kol., 2010) bylo zjišťováno, zda jsou schopni vrátit se zpět na původní místo po přemístění (homing). V další části experimentu bylo zkoumáno, jestli jsou schopni rozeznávat změny v lokálním magnetickém poli Země, což by mohlo být jednou ze složek navigace pro návrat na původní místo, které byly použity.

V první části experimentu bylo přesunuto 66 gekonů označených na zádech číslem namalovaným fluorescenční barvou na tři stromy, které byly daleko dvakrát 100 m a jednou 150 m. Během přesunu byl gekonům zamezen přístup k vizuálním značkám. Během tří let se z 66 jedinců vrátilo zpět 27 jedinců. Vzhledem k zamezení přístupu k vizuálním značkám během přesunu, byla vyřazena vizuální navigace. Podle autorů je také nepravděpodobné použití akustické navigace vzhledem k variabilitě počasí. Gekoni proto pro svoji navigaci zpět použili zřejmě buď olfaktorickou navigaci, nebo navigaci pomocí magnetického pole Země.

V druhé části experimentu byli gekoni testováni v kruhové aréně. Nad arénou byla natažena plastová fólie, která chránila arénu před deštěm a zároveň zakrývala pohled na nebe. Stěny byly konstruovány tak aby po nich nemohli gekoni lézt. V aréně bylo sledováno hlavně chování zvířat a zvláště jejich snahy o útěk a při každém testu bylo v aréně jen jedno zvíře. Tyto arény byly konstruovány na dvou místech. Zkoumány byly tedy pokusy o útěk a to za normálních podmínek a za změněného magnetického pole v aréně, což bylo docíleno položením magnetů pod arénu. V podmínkách se změněným magnetickým polem byla osa magnetického pole Sever/Jih otočena o 180°. Za normálních podmínek bylo testováno 25 gekonů a za změněných 11 gekonů, z nich byli dále čtyři gekoni použiti pro oba typy testu. Každý test trval 90 minut a mezi testy byl 13 až 21 denní odstup. Jako pokus o útěk byl zaznamenán pokus vylézt na stěnu arény. Po porovnání výsledků z testů v aréně s normálním magnetickým polem a změněným magnetickým polem je vidět, že pokusy o útěk v aréně se změněným magnetickým polem jsou podobné jako v aréně s normálním magnetickým polem avšak otočené o 107°(rok 2006) a o 121°(rok 2007) (obr. 16). Pokud by tedy byla navigace podle magnetického pole jediným mechanismem navigace pro gekony *Cyrtodactylus philippinicus* byly by pokusy o útěk v aréně se změněným magnetickým polem otočeny o 180°.



Obr. 16 Rozdíly v pokusech o útěk v normálním magnetickém poli (vlevo) a ve změněném magnetickém poli (vpravo), přímky ukazují pokusy o útěk, šipky uprostřed převažující směr pokusů o útěk. Převzato z Marek a kol., 2010.



## Shrnutí

V tomto pokusu bylo dokázáno, že gekoni jsou schopni navigovat se po přemístění zpět k původnímu místu. Dále bylo zjištěno, že pro svoji navigaci jsou schopni používat magnetického pole Země, avšak není to jediný mechanismus navigace, který při svém pohybu používají. Dle mého názoru je možné, že původní magnetické pole nebylo dostatečně odstíněno a tedy gekoni upravovali svoji navigaci i podle původního severo-j jižního směru magnetického pole. Vnímání severo-j jižního směru není ojedinelé pouze u plazů (viz např. rypoš – Marhold a kol., 1997; jeleni a krávy – Begall a kol., 2008; lišky – Červený a kol., 2011). Dále se mohou navigovat jak olfaktoricky tak i vizuálně. V tomto pokusu lze podle autorů vyloučit použití vizuální navigace vzhledem k použitým vzdálenostem. Stejně tak může být vyloučena akustická navigace vzhledem k měnícím se povětrnostním podmínkám. V tomto pokusu tedy byla zřejmě použita především navigace podle magnetického pole Země avšak v menší míře (například v cílových částech návratu) nelze vyloučit použití olfaktorické navigace.

## 5.4. Testování mechanismů navigace u leguánovitých

### *Anolis Anolis cristatellus*

V pokusu Jenssena (2002) bylo testováno, zda jsou anolisové *Anolis cristatellus* schopni po přemístění do vzdálené lokality navigace na původní místo, i přesto, že se jedná o druh s malými teritorii, která neopouští ani během dne ani během sezóny. V pokusu bylo použito 25 dospělých anolisů, kteří byli na zádech označeni čísly. Během transportu bylo testovaným zvířatům zamezeno přístupu k vizuálním značkám a zároveň jejich přesun nebyl proveden po přímé trajektorii, aby si testovaná zvířata nemohla zapamatovat cestu pomocí idiotheze. Místa, kam byli anolisové přesouváni, byla vybrána tak, aby jejich prostředí připomínalo původní místo a tak aby z něj nebylo původní stanoviště přímo viditelné. Stanoviště byla vzdálena 11 až 62 m od původní lokality což odpovídá cca 2 až 26 násobku velikosti teritorií anolisů. Z 25 testovaných zvířat se vrátilo zpět na původní místo 16 zvířat. Z ostatních byli dva anolisové nalezeni na místě, kam byli přemístěni. Po vyhodnocení dat bylo zjištěno, že není rozdíl mezi pohlavími zvířat, tedy že zpět na původní místa se vrátila obě pohlaví s téměř stejnou úspěšností, i přesto, že bylo předpokládáno, že úspěšnější budou samci vzhledem k větším teritoriím a větším velikostem těla. Důvodem, proč se nevrátilo zpět na původní místo více anolisů, může být, že byli vystaveni útokům predátorů, zvláště pak ti anolisové, kteří byli přemístěni do vzdálenější lokality. Tento předpoklad podporuje fakt, že některým se zvířat, která se úspěšně vrátila, chyběla část ocasu či ocas celý. Dalším důvodem, proč se nevrátilo více zvířat, může být také to, že se vrátili na svá původní stanoviště až po skončení experimentu, či že byli přemístěni příliš daleko, což podporuje údaj, že tři ze zvířat, která se nevrátila, byla přemístěna dále než 50 metrů. Vzhledem k tomu, že během přemísťování anolisů bylo zabráněno přístupu k vizuálním značkám a také omezena spolehlivost signálů získávaných idiothezí, lze pro návrat anolisů zpět na původní lokality vyloučit z použitých mechanismů navigace pomocí integrace dráhy. Nepravděpodobné je také využití olfaktorické navigace, protože anolisové se orientují především vizuálně a není dokázána žádná přítomnost využívání feromonů. Navíc použití olfaktorické navigace by bylo narušeno i během transportu. Taxonová navigace není také pravděpodobná jako vysvětlení použitého navigačního mechanismu, protože je založena na zapamatování si pořadí značek (například vizuálních) během pohybu, čemuž bylo také zamezeno během transportu. Je tedy zřejmé, že anolisové museli pro návrat na původní místa použít allotheticou navigaci, a to že byli schopni vrátit se zpět z míst, ve kterých nikdy předtím nebyli a to i přes místa, která neznali, ukazuje na schopnost vytvořit si kognitivní mapu.

## Shrnutí

V tomto experimentu bylo dokázáno, že anolisové *Anolis cristatellus* jsou schopni po přemístění na neznámé lokality navigace zpět na původní místa (homing). Po vyloučení jiných navigačních mechanismů je dle mého názoru pravděpodobné, že anolisové pro svoji navigaci použili allothetickou navigaci a že jsou zřejmě schopni vytvořit si kognitivní mapu (jsou schopni zapamatovat si prostorové vztahy mezi původním místem a místem, kde byli vypuštěni). Avšak autoři nevyloučili použití magnetické navigace, která mohla být také použita, stejně jako navigace pomocí polarizovaného světla, podle kterého jsou někteří plazi taktéž schopni se navigovat (např. Beltrami a kol., 2010).

### **Leguánek *Sceloporus jarrovi***

V experimentu Ellis-Quinnové a Simonové (1991) byla zjišťována důležitost temenního oka u leguánka *Sceloporus jarrovi* na navigaci zpět na původní místo po přemístění. Dospělci leguánků byli přemístováni o 150 m. V první části experimentu bylo přesouváno 38 leguánků (N), 35 leguánků s černou barvou umístěnou okolo temenního oka (S) a 40 leguánků s zakrytým temenním okem černou barvou (E). Dále byli odchyceni leguánci, se kterými byla provedena stejná procedura, avšak nebyli přemístění (N=20, S=33, E=36). Tato procedura byla provedena proto, aby se vyloučila možnost, že manipulace spojené se zakrýváním temenního oka provedené na leguáncích ovlivňují jejich chování, životaschopnost apod.

V druhé části experimentu byla odchyceným leguánkům implantována do břišní dutiny vysílačka. Tito leguánci byli opět rozděleni do tří skupin, 14 leguánků bez jakéhokoliv zásahu (N), 14 leguánků s černou barvou okolo temenního oka (S) a 14 leguánků se zakrytým temenním okem černou barvou (E).

V třetí části experimentu byly použity dvě skupiny leguánků po 20 zvířatech, první skupina byla chována v boxu s umělým světlem napodobující normální cyklus světlo/tma. Druhá skupina byla v boxu s umělým světlem, kde byl světelný cyklus světlo/tma posunut o 6 hodin. Po 7 až 9 dnech byla leguánkům voperována vysílačka a byli vypuštěni 150 m od původního místa, kde byli odchyceni.

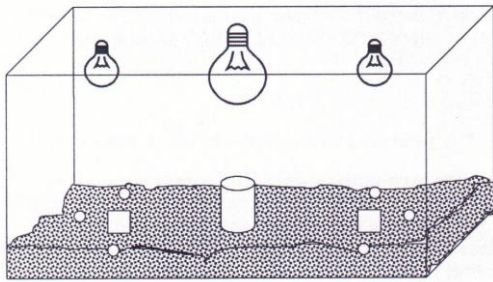
Po vyhodnocení výsledků bylo zjištěno, že manipulace spojené se zakrýváním temenního oka nemají vliv na životaschopnosti leguánků. Dále bylo zjištěno, že v navigaci zpět na původní místo u zvířat bez jakéhokoliv zásahu a u zvířat s černou barvou okolo temenního oka není žádný rozdíl. Leguánci s zakrytým temenním okem se však zpět na původní místo navigovat nedokázali. N a S skupiny leguánků také vykazovali téměř přímou nenáhodnou trajektorii zpět na původní místo, zatímco E skupina leguánků se pohybovala náhodně. Po vyhodnocení výsledků ze třetí části experimentu bylo zjištěno, že leguánci, kteří byli v boxu s umělým osvětlením s posunutým světelným cyklem, se nenavigovali přímo na původní místo, ale jejich pohyb byl posunut proti pohybu hodinových ručiček. Po 3 a půl hodinách se však jejich navigace upravila přímo zpět stejně jako u zvířat chovaných v boxech s normálním světelným cyklem.

## Shrnutí

V experimentu provedeném na leguáncích *Sceloporus jarrovi* bylo zjištěno, že ke své navigaci zpět po přemístění používají signály získávané prostřednictvím temenního oka a že jeho zakrytí tuto navigaci naruší. Dále bylo zjištěno, že leguánci používají kompasu podle nebeských těles kalibrovaného vnitřními biologickými hodinami. Zároveň však nelze vyloučit současnou kalibraci pomocí allothetické navigace (rozpoznání známých značek a podle nich kalibrace směru).

## 5.5. Testování mechanismů navigace u scinků

### Scink *Scincella lateralis*



Obr. 17 Schéma skleněného boxu. Bílé čtverce označují úkryty, bílé kruhy petriho misky. Převzato z Paulissen, 2008.

V pokusu Paulissena (2008) se autor zabývá otázkou, zda plazi potřebují k naučení se prostorové úlohy opravdu dlouhý trénink. Avšak pokud by byli plazi schopni orientovat se v prostoru až po dlouhé době učení, měli by v přírodě velmi malou šanci na přežití. Proto jsou v tomto experimentu testování scinkové *Scincella lateralis* ve třech různých částech pokusu tak, aby se zjistilo, zda předchozí zkušenost zrychluje učení se prostorové úlohy. Pro tento experiment bylo použito 52 dospělých scinků. Každý scink byl testován v osmi pokusech, z toho vždy ve čtyřech během jednoho dne a v následujících čtyřech po 48 hodinách. Mezi každým pokusem bylo 45 minut. Testování byli v skleněném boxu, který měl zadní a postranní stěny zakryté zeleným papírem. Přední strana byla nezakrytá a byla před ní postavena kamera. Box byl pokryt směsí převařeného písku a zeminou, která napodobovala zeminu z přirozeného prostředí scinků. Nad boxem byla umístěna uprostřed jedna 125 W žárovka a dvě 60 W žárovky po stranách. Uvnitř boxu byly umístěny dva kartonové úkryty, okolo kterých byly uloženy tři plastové petriho misky (obr. 17) Mezi jednotlivými pokusy byla zemina uvnitř boxu zvlhčena a promíchána aby bylo zamezeno vzniku nežádoucích olfaktorických značek. Uprostřed, pod 125 W žárovkou, byl umístěn plastický váleček, do kterého byla na začátku pokusů na 90 s vkládána testovaná zvířata, aby se jejich tělesná teplota zvýšila na 32-33°C, což je teplota při které scinkové *Scincella lateralis* mají největší pohybovou aktivitu. Každý pokus začínal odstraněním plastického válečku a tedy vypuštěním testovaného scinka.

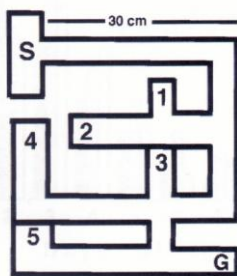
Těsně po vypuštění scinka se autor dotkl báze ocasu testovaného zvířete bavlněným tamponem pro simulaci útoku predátora. V první části experimentu bylo takto pokračováno do té doby, dokud se scink neschoval pod jeden z úkrytů či neuplynulo 90 s. Po uplynutí 90 s byl scink přenesen do nejbližšího úkrytu. Pokud se scink schoval pod jeden z úkrytů, byl tam ponechán po dobu 5 minut. Tato část experimentu byla vyvinuta pro testování, zda jsou scinkové schopni vyvinout útekové chování, při dotýkání se báze jejich ocasu bavlněným tamponem. V druhé části experimentu byl jeden z úkrytů náhodně zvolen jako „správný“, tedy scinka bylo dotýkáno do té doby, dokud nevlezl do tohoto úkrytu. Pokud scink vlezl do druhého z úkrytů, byl tento úkryt odstraněn a pokračováno v pokusu, dokud scink nezvolil správný úkryt nebo dokud neuplynulo 90 s. V této části experimentu nebyl před začátkem pokusů scink v testovacím boxu, tedy nebyl seznámen s vnitřkem tohoto boxu. V třetí části experimentu byli testováni scinkové, kteří předtím strávili v testovacím boxu 48 hodin, tedy byli seznámeni s prostředím uvnitř něj. V tomto testu byl také stanoven správný úkryt a postup testování byl stejný jako v předchozím případě. Po vyhodnocení výsledků bylo zjištěno, že scinkové jsou schopni naučit se po dvou testovacích dnech (z celkových 8) schovat pod úkryt, pokud se cítí ohroženi a čas, který k tomu potřebují, se zkracuje. V druhé a třetí části experimentu bylo zjištěno, že scinkové jsou schopni naučit se polohu úkrytu zvoleného jako správný, po předchozí zkušenosti s prostředím v testovacím boxu. Bylo také zjištěno, že scinkové, kteří byli před začátkem testu spontánně schováni v úkrytu posléze zvoleném jako správný, nemají žádnou výhodu v učení se polohy správného úkrytu, oproti scinkům, kteří byli spontánně schováni v úkrytu posléze zvoleném

jako nesprávný. Naopak scinkové, kteří byli v nesprávném úkrytu, se na začátku testu schovávali do správného úkrytu rychleji. Avšak scinkové spontánně schování ve správném úkrytu se rychleji zlepšovali v nacházení správného úkrytu. V konečných fázích třetí části experimentu, však nebyl mezi scinky, kteří si zvolili správný úkryt a scinky, kteří si zvolili úkryt nesprávný žádný signifikantní rozdíl. Po konečném vyhodnocení výsledků z třetí části experimentu bylo zjištěno, že scinkové s předchozí zkušeností s prostředím v testovacím boxu se učí polohu správného úkrytu velmi rychle (po dvou dnech), avšak poté co se ho naučí, už se jejich učení nezlepšuje.

#### Shrnutí

V tomto experimentu bylo zjištěno, že scinkové *Scincella lateralis* jsou schopni naučit se polohu určeného úkrytu a to velmi rychle (po dvou testovacích dnech), pokud už mají předchozí zkušenost s prostředím, ve kterém jsou testováni. Je také zřejmé, že i scinkové, kteří předchozí zkušenost s testovacím boxem nemají, by byli po několika dalších testech schopni se naučit polohu určeného úkrytu. Tento experiment tedy dokázal, jak je předchozí zkušenost s prostředím důležitá pro prostorové učení. Skutečnost, že se scinkové s předchozí zkušeností naučili řešit danou úlohu tak rychle, může být také dána tím, že v tomto experimentu byl jako motivace použit simulovaný útok predátora, což je silnější motivací k zapamatování si úkrytu než například potravní motivace (Punzo a Madragon, 2002). V tomto experimentu byl kladen důraz na zamezení olfaktorické navigace. Díky symetrickému uložení lokálních značek lze vyloučit jako způsob navigace k úkrytu cue learning avšak cue learning zde mohl být použit při navigaci podle tripodu kamery i kamery samotné. Dále zde mohla být použita prostá navigace podle odlišné geometrie arény, tedy navigace ke kratším stěnám arény, což mohlo být použito hlavně v první části pokusu. Vzhledem k tomu, že přední část boxu nebyla zakryta kvůli umístění nahrávacího zařízení, je možné, že scinkové se k určenému úkrytu navigovali pomocí distálních značek, tedy allothetické navigace. Dalším zdrojem pro navigaci mohlo být také rozmístění žárovek, tedy termální gradient okolo nich, který byl zvláště okolo prostřední, odlišné žárovky jistě jiný než okolo dvou ostatních žárovek. Navigace podle teplotního gradientu tedy může být dalším použitým mechanismem navigace k úkrytu.

#### Scinkové rodu *Ctenotus*

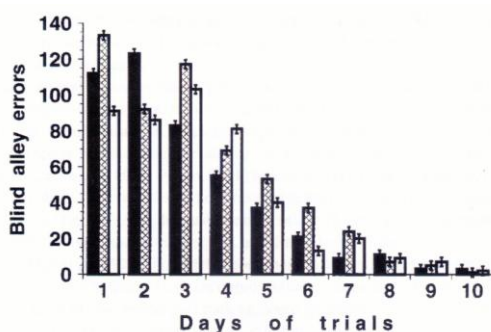


Obr. 18 Schéma komplexního bludiště. Čísly jsou označena slepá ramena, S označuje startovní rameno a G cílové rameno. Převzato z Punzo a Madragon, 2002.

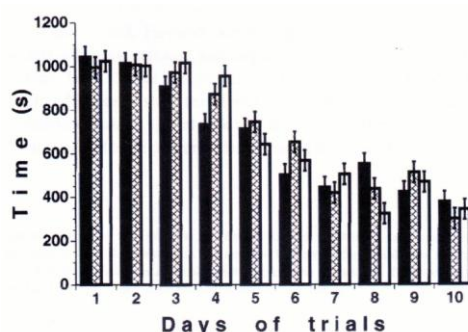
Scinkové rodu *Ctenotus* byli testováni na schopnost prostorového učení (Punzo a Madragon, 2002). V tomto experimentu byli testováni scinkové *Ctenotus grandis* (48 juvenilních jedinců, travnaté habitaty), *Ctenotus helenae* (45 juvenilních jedinců, písčité centrální pouště) a *Ctenotus pantherinus* (40 juvenilních jedinců, písčité habitaty, pouštní habitaty) v komplexním bludišti. Před začátkem testů byli testovaní jedinci potravně deprivováni po dobu 72 hodin. Komplexní bludiště bylo vyrobeno z bílé natřeného dřeva na dřevěné desce a přikryto průhledným plastikem. Stěny bludiště byly vysoké 10 cm. Bludiště mělo 5 slepých ramen, startovní (S)rameno a cílové (G) rameno, ve kterém byla miska s moučnými červy (obr. 18). Ve startovním ramenu byly umístěny panelové dveře, které zabraňovaly scinkům opustit startovní rameno před začátkem pokusu. Nad střed bludiště

bylo umístěné studené fluorescentní světlo. Bludiště bylo každý třetí den testů otočeno o 180°. Mezi jednotlivými testy bylo bludiště omýváno 70% alkoholem, aby se zamezilo vzniku pachových či vizuálních značek.

Na začátku pokusu byl vložen testovaný jedinec do startovního ramene a ponechán zde po dobu 5 minut. Poté byly otevřeny panelové dveře a měřen čas dokud scink nenašel cílové rameno nebo dokud neuplynulo 30 minut. Po skončení pokusu bylo testované zvíře vráceno zpět do startovního ramene a po 5 minutách začal další pokus. Během jednoho dne se konalo 7 pokusů, které trvaly celkem 10 dní pro každého scinka. Mezi jednotlivými druhy nebyly zjištěny žádné signifikantní rozdíly v rychlosti učení se řešit dané komplexní bludiště. Všichni testovaní jedinci během pokusů snižovali početnost návštěv slepých ramen bludiště (obr. 19) a také snižovali celkový čas potřebný k nalezení cílového ramene bludiště (obr. 20).



Obr. 19 Na ose x jsou zaznamenány jednotlivé dny testů, na ose y je zaznamenán počet návštěv slepých ramen bludiště. Černě jsou označeni scinkové *C. grandis*, křížkovaně *C. helenae* a bíle *C. pantherinus*. Převzato z Punzo a Madragon, 2002.



Obr. 20 Na ose x jsou zaznamenány jednotlivé dny testů, na ose y je zaznamenán čas potřebný k nalezení cílového ramene bludiště. Černě jsou označeni scinkové *C. grandis*, křížkovaně *C. helenae* a bíle *C. pantherinus*. Převzato z Punzo a Madragon, 2002.

## Shrnutí

V tomto experimentu bylo dokázáno, že scinkové rodu *Ctenotus* jsou schopni úspěšně řešit komplexní bludiště, tedy zapamatovat si polohu cílového ramene. Pro navigaci k cíli bylo scinky použito dle mého názoru integrace dráhy, tedy zaznamenávání idiothetických signálů během pohybu, či taxonové navigace, tedy zapamatování si odpovědi na stimuly, které po sobě následují (např. nejdříve zatočit vlevo, pak vpravo apod.). Vzhledem k nepřítomnosti žádné lokální značky uvnitř bludiště nebyla zřejmě použita navigace pomocí cue learning, jako značka zde mohla sloužit pouze žárovka umístěná nad bludištěm, avšak dle mého názoru by orientace pomocí cue learning podle této značky byla bez použití kalibrace jinými typy navigace méně úspěšná, než dokazují výsledky. Pravděpodobnost použití allothetické navigace je malá, vzhledem k tomu, že stěny bludiště byly neprůhledné. Avšak jako další možný použitý typ navigace může být navigace pomocí teplotního gradientu vznikajícího kolem jediné žárovky umístěné nad středem bludiště.

## Scink *Tiliqua rugosa* - velikost vizuálně vnímaného pole

V experimentu Auburna a kol. (2009) byla zjišťována velikost pole, ve kterém jsou schopni scinkové *Tiliqua rugosa* vizuálně vnímat. Předpoklad byl, že velikost tohoto pole souvisí s vzdálenostmi mezi keři, ve kterých se tyto scinkové skrývají a že čím více odlesněný povrch, tím hůře jsou scinkové schopni se navigovat. Keře scinkové používají jako úkryt před nadměrnou teplotou a slunečním světlem. Testováno bylo 20 dospělců v kruhové aréně o velikosti 31 m, ve které byl umístěn jeden keř a to buď na severu, jihu, východě či západě a jehož poloha se měnila náhodně před každým testem. Vzdálenost keře od arény byla buď 10 m, 20 m nebo 30 m. Keř byl v deseti prvních testech sestaven z osekáných větví keře *Cassia*, poté však uschl a byl nahrazen plastikovou borovicí stejných velikostí. Scinkové byli po jednom vypouštění do středu arény a to náhodně tak, aby jedno z jejich očí mířilo ke keři. K ocasu testovaného subjektu byla připevněna nylonová nit, která se odvíjela a kopírovala tak

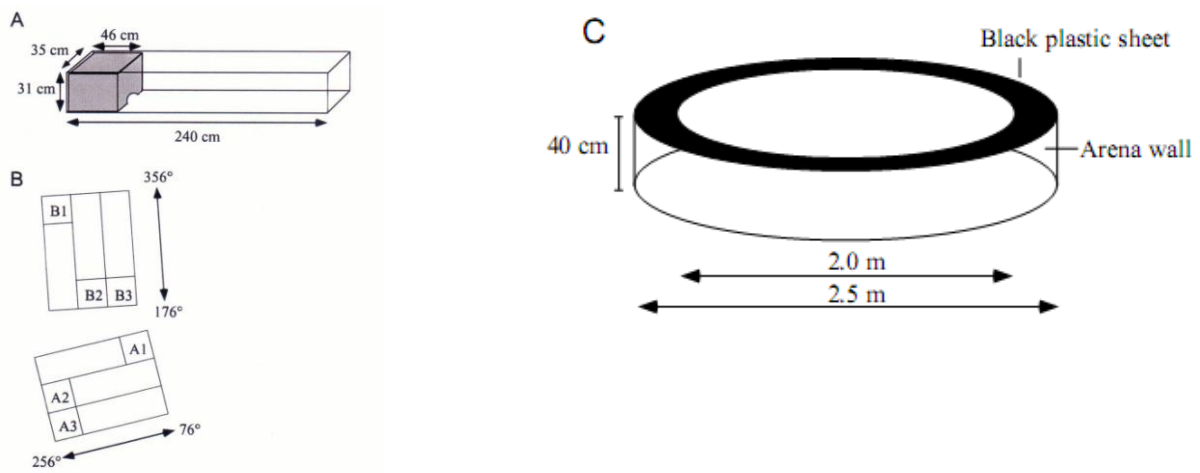
pohyb scinka po aréně. Celkem bylo 60 testů trvajících každý 12 minut a strukturovaných tak, aby byl každý scink testován s keřem ve vzdálenosti 10m, 20 m a 30 m od centra arény. Pořadí vzdáleností bylo určováno pro každého scinka náhodně a pořadí scinků bylo taktéž náhodné. Autoři předpokládali, že pokud testovaný subjekt uvidí keř, tak se pod něj schová před nadměrným slunečním světlem a teplem, tedy že pokud se scink nepohybuje během testu přímo ke keři, zřejmě ho nevidí. Další možností je, že keř sice vidí, avšak nerozezná ho jako objekt vhodný pro úkryt nebo není pro hledání úkrytu motivován. Během experimentu bylo zaznamenáváno, jestli testovaný subjekt našel keř nebo ne a trajektorie, kterou scink během testu urazil. Pokud se scink nevzdálil dále než 5 m od místa, kde byl vypuštěn, byl zaznamenán kvadrant, ve kterém byl nalezen a test skončil. Předpoklad, že scinkové se budou chtít schovat před nadměrnou teplotou a slunečním zářením pod keř se ukázal jako správný. Předpokládáno také bylo, že scinkové jsou schopni vidět keř vzdálený 10 m a možná i 20 m avšak již ne 30 m. Tento předpoklad se ukázal také jako správný, pokud byl keř vzdálen 10 m, 55% scinků ho použilo jako úkryt. Se vzrůstající vzdáleností keře se snižovala úspěšnost jeho nalezení scinky a keř ve vzdálenosti 30 m nebyl nalezen žádným scinkem. Pokud byl keř umístěn ve vzdálenosti 10 m nebo 20 m, scinkové často nešli přímo k němu, což autoři vysvětlují tím, že když scinkové viděli jeden keř, mysleli, že bude v okolí i další. Dalším vysvětlením je, že protože autoři nechtěli testovaná zvířata příliš stresovat, nebyli možná scinkové vystaveni dostatečně vysokým teplotám, aby mířili rovnou k úkrytu. Vzhledem k nepravidelnostem v chování testovaných zvířat, nebyla zaznamenaná trajektorie vyhodnocena.

#### Shrnutí

V tomto experimentu bylo dokázáno, že velikost pole, ve kterém jsou scinkové schopni vizuálně vnímat je menší než 30 m. Dále bylo dokázáno, že scinkové navigovali k úkrytům vizuálně a tedy pomocí cue learning (keř byl zároveň cíl i značka). K navigaci zřejmě nebylo použito žádné další navigace, protože vzhledem k tomu, že se poloha keřů měnila v každém testu, nemohli si jeho polohu zapamatovat ani pomocí magnetického či dalších kompasů. Vzhledem k tomu, že bylo dokázáno, že scinkové *Tiliqua rugosa* nejsou schopni vidět keře vzdálenější 30 m, je také nepravděpodobné použití allothetické navigace pomocí ještě vzdálenějších značek.

#### **Scink *Tiliqua rugosa* - polarizované světlo**

V experimentu Freaea (1999) byl opět použit scink *Tiliqua rugosa* jako testovaný subjekt. V tomto pokusu bylo testováno, zda jsou scinkové schopni navigace pomocí polarizovaného světla. Podstatou experimentu tedy bylo, zda se scinkové budou v aréně pohybovat stejnými směry, jako měli naučeno z venkovního prostředí, tedy podle stejného směru polarizovaného světla. Proto byli neprve trénováni v domovských boxech umístěných ve venkovním prostředí. Tyto boxy byly složeny z úkrytové komory a „výběhu“ s otevřeným vrchem (obr. 21). Testovaná zvířata byla rozdělena do dvou skupin s odlišným umístěním domovských boxů (obr. 21). Během experimentu byli scinkové umístěni ve vypouštěcím boxu do středu arény (v náhodně volených směrech) o velikosti 250 cm se stěnami vysokými 40 cm. Přes arénu byla položena černá látka s kruhovým otvorem o velikosti 200 cm uprostřed (obr. 21). Během přenosu bylo scinkům zabráněno přístupu k vizuálním značkám.



Obr. 21 Schéma domovských boxů, ve kterém byli scinkové *Tiliqua rugosa* trénováni (A) a schéma poloh boxů během tréninku (B), vždy byly umístěny tři domovské boxy vedle sebe (A1 až A3, B1 až B3). Schéma testovací arény (C), převzato z Freake, 1999.

Testovaný subjekt byl v aréně ponechán dvě minuty ve vypouštěcím boxu a poté vypuštěn ven. Scink se měl pohybovat stejným směrem (vzhledem k směru polarizovaného světla), jaký měl naučený z domovských boxů tak, aby našel úkrytovou komoru, pohyboval se tedy od středu arény ke stěnám arény. Zaznamenáno bylo místo, ve kterém scink překročil vzdálenost 1 m od středu arény a čas, který do té doby uplynul. Mezi experimenty byl povrch arény prohrabáván, aby bylo zamezeno vzniku pachových značek.

V druhé části experimentu bylo 20 zvířat testováno ve stejné aréně jako v první části experimentu, avšak místo myšleného kruhu o průměru 1 m zde byl umístěn kruh pevný. Dále zde bylo použito umělé světlo s polarizačním filtrem. Zaznamenáváno bylo opět místo, kde se scink dotkl pevného kruhu. Scinkové v této části experimentu byli chováni v domovských boxech s odlišným umístěním než v předchozí části.

#### Shrnutí

Po vyhodnocení výsledků bylo zjištěno, že scinkové *Tiliqua rugosa* se v aréně s přirozeným světlem pohybovali směrem naučeným z domovských boxů (podle pozorovaného směru polarizovaného světla) a to i přesto, že měli přístup pouze k části oblohy. Směr pohybu scinků však nebyl shodný se směrem naučeným z domovských boxů, což autoři vysvětlují možností minoritní části navigace pomocí stínů produkovaných zdmi. Dále bylo zjištěno, že scinkové jsou schopni navigovat směry, naučenými z domovských boxů i pod umělým světlem s polarizačním filtrem. Je tedy zřejmé, že scink *Tiliqua rugosa* je schopen používat ke své navigaci polarizované světlo a to za přístupu k pouze části oblohy. V tomto experimentu nebyl testován vliv navigace podle magnetického pole Země, která zde mohla být také uplatněna.

#### Scink *Tiliqua rugosa*- vliv temného oka na navigaci

Dalším pokusem, při kterém byli použiti scinkové *Tiliqua rugosa*, bylo testování použitých navigací po přemístění (homing) a vliv, který na tuto navigaci mají vizuální značky a temné oko (Freake, 2001). Testováno bylo 61 scinků, kteří byli přemístěni na 250 až 800 m. 30 scinků bylo přemístováno tak, aby neměli přístup k vizuálním značkám (v bavlněných taškách). 31 scinků bylo přemístováno za plného přístupu k vizuálním značkám. K ocasu každého testovaného zvířete byla připevněna vysílačka. Po 24 hodinách byli scinkové opět nalezeni a byla zaznamenána vzdálenost od místa vypuštění a směr vzhledem k ose magnetického pole. Pokud se scinkové přesunuli o méně než 150 m, byla jejich poloha přeměřena po dalších 24 hodinách. Ve druhé části experimentu byli scinkové přesunuti o 800 m. Polovina z nich měla při přesunu přístup k vizuálním značkám, polovina viděla pouze oblohu (byla převážena v boxu s neprůhlednými stěnami a otevřeným vrchem). Ve třetí části

experimentu byli přemístěni scinkové také o 800 m, avšak část z nich (10) měla zakryto temenní oko, zatímco část (9) měla temenní oko odkryté. Po vyhodnocení výsledků bylo zjištěno, že jedinci, kteří měli přístup k vizuálním značkám, jsou schopni navigace zpět do původního místa, narozdíl od jedinců, kteří přístup k vizuálním značkám neměli. Dále bylo zjištěno, že jedinci, kterým byl povolen přístup k vizuálním značkám, byli schopni navigovat zpět stejně jako jedinci, kteří viděli pouze oblohu. Avšak jedinci, kteří měli zakryto temenní oko, se navigovali náhodně s tendencí navigovat zpět na původní místo, oproti jedincům s temenním okem odkrytým, kteří navigovali zpět úspěšně.

Shrnutí

V tomto experimentu bylo dokázáno, že scinkové *Tiliqua rugosa* jsou schopni po přemístění navigace na původní místo. Dále bylo dokázáno, že při zamezení přístupu k vizuálním značkám nejsou scinkové schopni úspěšně navigovat zpět, což ukazuje na navigaci pomocí taxonové navigace. Vizuální navigace však není jediným použitelným mechanismem navigace, scinkové, kteří měli možnost navigovat pomocí nebeských těles, byli stejně úspěšní při navigaci zpět. Dále bylo dokázáno, že temenní oko je nezbytné pro úspěšnou navigaci i pokud mají scinkové přístup k vizuálním značkám. Toto zjištění by dokazovalo, že temenní oko a prostřednictvím něj navigace pomocí polarizovaného světla a zřejmě také pomocí nebeských těles, je nezbytné pro úspěšnou navigaci scinků *Tiliqua rugosa* na původní místo. Navigace pomocí polarizovaného světla tedy bude zřejmě mechanismem používaným více skupinami plazů (viz např. předešlá práce – Freake, 1999; Beltrami a kol., 2010).

## 5.6. Testování mechanismů navigace u tejuvitých

### Bičochvost *Cnemidophorus murinus*

V pokusu Schalla (2000) byla testována schopnost bičochvosta *Cnemidophorus murinus* rozeznat jedlé a toxické jídlo pomocí odlišné barvy či lokace. Z umělé mycí houby byla vyrobena umělá „ovoce“ a přilepena na petriho misku, která byla označena buď červeně, nebo zeleně. Nejdříve bylo testováno, zda dávají bičochvosti přednost barvám „ovoce“, a proto volně žijícím bičochvostům byly nabídnuty „ovoce“ napuštěny rajčatovým džusem s oběma barvami petriho misek. Takt bylo zjištěno, že zde není žádná preference barev. V první části experimentu byli bičochvosti testováni na jejich schopnost naučit se barvu „ovoce“ spojenou s houbou napuštěnou hořkým alkaloidem. „Ovoce“ byla umístěna na vegetaci cca 1,5 m nad zemí. Umístění normálního (červeně označeného) a toxického (zeleně označeného) „ovoce“ na konkrétní lokalitě bylo náhodně měněno každý den. Ve dnech 20 a 21 testu nebyla toxická „ovoce“ napuštěna alkaloidem.

V druhé části pokusu bylo testováno, zda jsou bičochvosti *Cnemidophorus murinus* schopni zapamatovat si polohu normálního a toxického „ovoce“. Byly proto zvoleny dvě lokality, z nichž v jedné byla pouze červená (normální) „ovoce“ a v druhé zelená (toxická) „ovoce“. 12 dne testu byla všechna ovoce pouze netoxická.

V třetí části experimentu byla červená „ovoce“ toxická a zelená normální a tato „ovoce“ byla položena na zem. 16 a 17 dne experimentu byla všechna ovoce napuštěna pouze rajčatovým džusem a 17 dne experimentu byla „ovoce“ navíc přesunuta na vegetaci nad zemí.

Zjištěno bylo, že jedinci bičochvostů *Cnemidophorus murinus* používali umělá „ovoce“ napuštěna rajčatovým džusem jako zdroj potravy. Bičochvosti se dále naučili, že zelená „ovoce“ jsou často toxická a více se krmili na vždy normálním „ovoci“. Dále byli schopni naučit se polohu vždy normálního „ovoce“, které bylo více navštěvováno než „ovoce“ většinou toxická. Pokud však bylo „ovoce“ pověšeno na plot, nebyl zjištěn žádný rozdíl v preferenci. Ve třetí části experimentu, nebyl



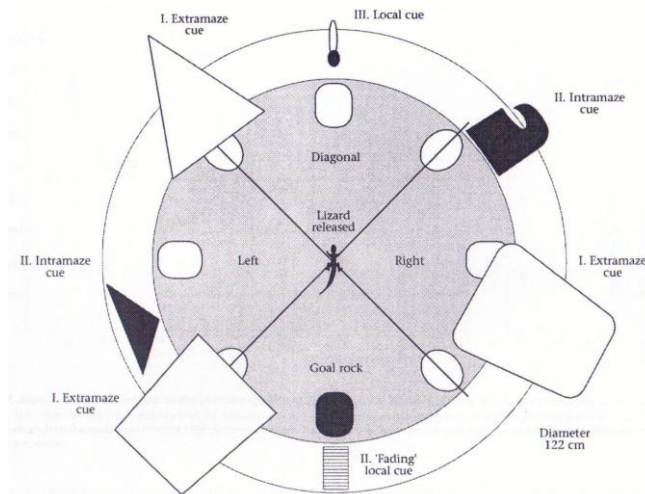
žádný rozdíl v počtu návštěv zeleného (normálního) a červeného (toxického) „ovoce“. Po pověšení tohoto „ovoce“ nad zem, však byla více navštěvována normální (zelená) „ovoce“.

#### Shrnutí

Bičochvosti *Cnemidophorus murinus* jsou schopni se naučit vztah mezi toxicitou potravy a jeho barvou či lokalizací. Pokud je však „ovoce“ lokalizováno na plotu, tedy umělém předmětu, nebyla zjištěna žádná preference mezi normálním a toxickým „ovocem“. Dále pokud bylo „ovoce“ na zemi, nebyl zjištěn žádný rozdíl v návštěvnosti mezi ovoci, avšak po pověšení na vegetaci, což vyžadovalo od bičochvostů více vynaložené energie, byla větší návštěvnost ve prospěch netoxického „ovoce“. Přestože tento experiment nebyl zaměřen na testování prostorové orientace, lze navrhnout několik mechanismů navigace, které zde mohly být použity. Dle mého názoru se testování jedinci navigovali převážně pomocí zraku a vzhledem k tomu, že během pokusů se měnila často poloha normálního a toxického „ovoce“, zřejmě zde byla použita allothetická orientace pomocí distálních i proximálních vizuálních značek (např. vegetace). V případech, kdy zůstával stejný typ ovoce na stejném místě (v druhé části pokusu) mohla zvířata zřejmě použít i cue learning či taxonovou navigaci. Nelze vyloučit ani navigaci pomocí čichu, avšak pouze při poloze blízko „ovoce“.

### 5.7. Testování mechanismů navigace u ještěrek

#### Paještěrka *Acanthodactylus boskianus* a *Acanthodactylus scutellatus*



Obr. 22 Schéma použité arény, použité mimoarénové značky, pouze tři z nedostatku místa v obrázku (I.), vnitroarénové značky (II.) a lokální značky (III.). Vyhříváný kámen je zbarven černě. Převzato z Day a kol., 1999.

V experimentu Daye a kol., (1999) byly testovány paještěrky rodu *Acanthodactylus* na to, jestli je rozdíl v prostorovém učení mezi predátory stejného druhu, kteří aktivně vyhledávají kořist (active forager, *A. boskianus*) a mezi predátory, kteří loví na jednom místě (sit-and-wait predator, *A. scutellatus*). Použita byla kruhovitá aréna, kde jsou umístěny kameny, z nichž jeden je vyhříván. Kameny byly přikryty deskou s vyvrtanými otvory, přičemž pouze otvor nad cílovým kamenem byl otevřen. V aréně byly přítomny jak lokální značky (třetí část experimentu), tak vnitroarénové značky (druhá část experimentu) a mimoarénové značky (první část experimentu), různého tvaru a barvy (obr. 22). Žádná z mimoarénových značek nebyla přímo nad cílovým kamenem.

V první části experimentu bylo testováno 6 jedinců *A. boskianus* a 9 jedinců *A. scutellatus*. Test začínal vypuštěním testovaného zvířete doprostřed arény a končil lokalizací vyhříváného kamene nebo po uplynutí deseti minut. 16 dne testu byly odstraněny mimoarénové značky. Mezi testy byl povrch arény ořen 70% alkoholem, aby bylo zabráněno vzniku pachových značek a aréna byla otočena. V další části testu byla celá aréna otočena o 180° avšak distální značky (zařízení místností) zůstaly na stejném místě, aby se odlišilo, které ze značek paještěrky používají pro svoji navigaci. V řešení této části testu nebyly zjištěny žádné rozdíly mezi druhy *A. boskianus* a *A. scutellatus*. Doba, potřebná k nalezení cíle se zkracovala. Po odstranění mimoarénových značek (16 den) nebyla pozorována žádná

signifikantní změna v době potřebné k nalezení cíle, paještěrky se tedy zřejmě podle mimoarérových značek neorientovaly. Po rotaci arény se *A. scutellatus* zřejmě orientovali podle lokálních nerovností na zdech arény, zatímco *A. boskianus* se navigovali náhodně.

Další část pokusu byla zaměřena na testování navigace podle vnitroarérových značek. V aréně byly umístěny dvě vnitroarérové značky avšak ne přímo u cílového kamene. Dále byla v aréně umístěna lokální značka přímo nad cílovým kamenem, která však byla postupně zmenšována (po 5 a 7 dnech) a poté odstraněna (po 9 dnech). V další části pokusu byla aréna rotována avšak vnitroarérové značky byly ponechány na původních místech. V řešení této část i testu nebyly zjištěny žádné rozdíly mezi druhy *A. boskianus* a *A. scutellatus*. Při hledání cíle zřejmě nebyla použita pouze lokální značka, protože její postupné odstraňování nezpůsobilo žádný rozdíl v úspěšnosti navigace.

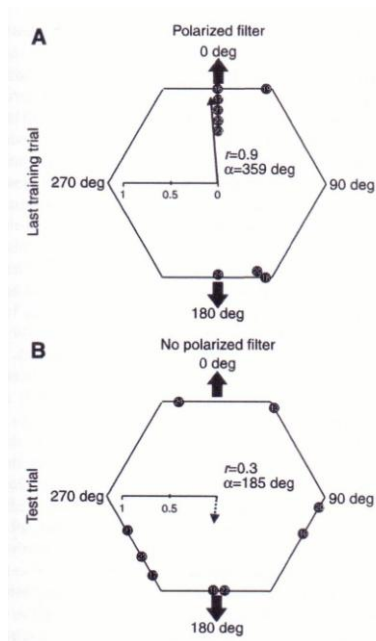
V třetí části experimentu byla testována navigace pomocí lokálních značek. Během testu byl kámen, který byl náhodně vybrán jako vyhřívaný označen červeným světlem. V tomto testu byli úspěšnější *A. scutellatus*, kteří se naučili navigovat pomocí červeného světla rychleji.

Ve čtvrté části testu byla testována úspěšnost paještěrek v naučení se neprostorové úlohy. V této úloze byli pověšeni mouční červi před deskami s odlišnou barvou, tvarem a vzorem. Jeden z červů byl normální, avšak druhý byl namočený v roztoku soli a chininu. Z výsledků experimentu bylo zjištěno, že oba druhy paještěrek jsou schopny naučit se rozlišovat jedlou a nejedlou potravu na základě tvaru, barvy či vzoru desek. *A. scutellatus* se však naučili řešit tuto úlohu rychleji, což by odpovídalo tomu, že se musí jako sit-and-wait predátoři naučit, která potrava je jedlá a která ne podle vizuálních znaků této potravy. Active foragers jsou naopak naučení, že signály, které ukazují na vhodnost potravy, kterou loví, se mění.

#### Shrnutí

V tomto experimentu bylo zjištěno, že paještěrky rodu *Acanthodactylus* jsou schopny se naučit hledat vytápěný kámen v aréně. Zřejmě k navigaci k tomuto cíli nepoužívají mimoarérové značky a to jak zařízení místnosti, tak ani uměle připravené, které však zřejmě nebyly pro tento typ testů vhodné. Dále při přítomnosti vnitroarérových značek a lokálních značek byla zřejmě použita navigace pomocí vnitroarérových značek či kombinace obou typů. Mezi výsledky obou druhů paještěrek z těchto testů nebyly žádné signifikantní rozdíly, pouze *A. scutellatus* se zřejmě v první části experimentu po rotaci arény navigovaly pomocí místních nerovností zdi arény. Při použití jediné lokální značky (možné použití navigace pomocí cue learning) spojené s cílem se lépe navigovali *A. scutellatus*, kteří byli také úspěšnější při učení se neprostorové úlohy. *A. scutellatus* tedy mohou mít lepší vizuální schopnost rozeznávat lokální vizuální značky spojené s kořistí. Dle mého názoru byl tento typ bludiště nevhodně navržen, tedy jednotlivé značky nemusely paještěrky správně vnímat, jak se i ukázalo na testování navigace pomocí mimoarérových značek. Dále při testování navigace pomocí vnitroarérových a lokálních značek byla sice aréna rotována, avšak nebyly odstraněny distální značky (například zatažením závěsu), tedy zařízení místnosti. Paještěrky se tedy mohly opět navigovat pomocí kombinace vnitroarérových a distálních značek. Dále zde existovala možnost navigace pomocí tepelného gradientu tvořeného okolo vyhřívaného kamene, která byla sice položením desky omezena avšak ne odstraněna. Dále nebylo v pokusu přesně vysvětleno, zda všechny kameny byly úplně shodné či ne, pokud tedy byly tvarově odlišné, lze předpokládat i navigaci pomocí zapamatování si polohy těchto různých kamenů.

## Ještěrka *Podarcis sicula*



Obr. 23 Navigace ještěrek italských *Podarcis sicula* v Morrisově vodním bludišti s vloženým polarizačním filtrem (A) a odstraněným polarizačním filtrem (B). Černé šipky označují polohy ostrůvků. Převzato z Beltrami a kol., 2010.

vodním bludišti podle polarizovaného světla. To bylo dokázáno také tím, že po otočení filtru hledaly ještěrky ostrůvky na místech shodných s rotací. Po odstranění polarizačního filtru se ještěrky navigovaly náhodně (obr. 23). Náhodně se navigovaly také po zakrytí temenního oka, což dokazuje jeho nezbytnost pro navigaci pomocí polarizovaného světla. Navigace podle polarizovaného světla byla pozorována i u dalších plazů (viz předchozí práce o scinkovi *Tiliqua rugosa*), tedy se zřejmě jedná o široce používaný mechanismus navigace.

## 6. Design experimentů testujících schopnost allothetické orientace u gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*)

Gekončík noční se vyskytuje v oblastech Blízkého východu a obývá suchá hlinitá a kamenitá stanoviště, kde si buď vyhrabává vlastní úkryty, nebo využívá puklin a nor (Moravec, 1999). O schopnosti allothetické navigace tohoto živočicha je velmi málo informací stejně jako u většiny šupinatých plazů. Na základě rešerše literatury o prostorové orientaci u plazů navrhuji dva typy testů, suché křížové bludiště a Morrisovo vodní bludiště.

### 6.1. Návrh suchého bludiště

Pro testování allothetické orientace u gekončíka nočního *Eublepharis macularius* navrhuji podobné bludiště, jako ve své práci použil pro testování prostorové orientace u želv López a kol. (2000), tedy

V pokusu Beltramiho a kol. (2010) byla testována schopnost ještěrek italských *Podarcis sicula* orientovat se podle polarizovaného světla (navigace pomocí nebeských těles). Testovány byly v hexagonálním Morrisově vodním bludišti pod umělým světlem s polarizačním filtrem. Uvnitř arény v ose s osou polarizovaného světla (e-vektor) byly umístěny dva ostrůvky (proti sobě) tak, aby se dotýkaly středů stěn. Ještěrky byly rozděleny do dvou skupin, první skupina byla trénována s ostrůvky paralelními s osou polarizovaného světla a druhá skupina byla trénována s ostrůvky kolnými na osu polarizovaného světla, což bylo provedeno otočením polarizačního filtru o 90°. Ještěrky byly vypouštěny do středu arény v různých směrech. Po nalezení ostrůvku byla jako odměna snížena hladina vody. V další části experimentu byl polarizační filtr otočen o 90° a odstraněny ostrůvky. Po skončení tohoto testu byl polarizační filtr i ostrůvky vráceny do původní podoby. Ještěrky, které uspěly v obou předchozích testech (12 z první skupiny, 17 z druhé skupiny), byly testovány dále se zakrytým temenním okem černou barvou. Jako kontrola byl proveden test s odstraněným polarizačním filtrem.

### Shrnutí

Po vyhodnocení výsledků bylo zjištěno, že ještěrky italské *Podarcis sicula* jsou schopny navigovat se v Morrisově

křížové bludiště. Jako motivace lze zde použít buď potravu, či pachovou preferenci nebo averzi. Budu tedy využívat buď umístění potravy do cílového ramene, nebo nějakého pachového stimulu, který bude na gekončíky pozitivně působit či použiji pachové averze (např. svleček hadů) vložených do všech ramen kromě cílového. Aby se vyloučilo použití navigace pomocí chemického (pachového) gradientu, bude těchto stimulů používáno pouze během tréninku. Navržený typ bludiště se dá rotovat, čímž bude gekončík nucen zapamatovat si polohu cílového ramene bludiště pomocí distálních značek a tedy allothetické orientace. Dále bude nutné testovaná zvířata vypouštět z různých počátečních ramen, aby byla nucena zapamatovat si vztahy mezi distálními značkami a cílovým ramenem. Pokud tohoto budou gekončíci schopni je pravděpodobné, že jsou schopni si vytvořit kognitivní mapu prostředí. Během testu však mohou vznikat pachové či vizuální značky, bude tedy nutné před každým testem bludiště otřít 70% alkoholem. Je pravděpodobné, že tuto úlohu budou gekončíci schopni úspěšně vyřešit vzhledem k složitosti jejich přirozeného prostředí a tedy nutnosti navigace pomocí komplexního navigačního mechanismu, což je právě kognitivní mapa.

## 6.2. Návrh Morrisova vodního bludiště

Jako variantu mokrého bludiště pro testování schopnosti allothetické navigace jsem zvolila Morrisovo vodní bludiště. Zde budou gekončíci hledat ostrůvek skrytý těsně pod hladinou vody. Testování jedinci budou také vypouštěni z různých směrů, a proto si budou muset zapamatovat vztahy mezi distálními značkami. Výhodou je, že gekončíci zde budou více motivováni než v suchém bludišti, navíc také nebudou schopni tvořit jakékoliv lokální značky, ať už pachové či vizuální. Navíc v tomto typu bludiště lze oddělit navigaci podle blízkých značek od navigace pomocí značek distálních a to pomocí zatažení závěsu. Morrisovo vodní bludiště lze vyřešit pouze pomocí allothetické navigace, je tedy zřejmé, že pokud gekončíci tuto úlohu úspěšně vyřeší, jsou schopni navigace pomocí allotheze.

## 7. Závěr

Prostorovou orientací se zabývá poměrně mnoho prací, avšak většinou se jedná o práce zaměřené na prostorovou orientaci u savců či ptáků. Z tohoto důvodu neexistuje jednotné používání pojmů a názvů s prostorovou orientací spojených. V této práci jsem proto využila shod v dostupných studiích pojednávajících o dělení mechanismů navigace v prostoru a vytvořila dělení těchto mechanismů. Tato práce je však zaměřena především na prostorovou orientaci u plazů, přičemž dostupné literatury zabývající se tímto tématem je velmi málo. Nejvíce studií se zabývá prostorovou orientací u mořských želv. Výsledky z těchto prací však nemůžeme příliš generalizovat na ostatní plazy, kvůli dosud nevyjasněnému evolučnímu postavení želv a tedy jejich příbuznosti s jinými plazy. Další problémem proč jsou studie zabývající se prostorovou orientací obtížně srovnatelné je, že každý druh (samozřejmě nejen co se týká plazů) je specifický ať už prostředím, ve kterém se pohybuje, nebo morfologií. Proto například metodika týkající se testování prostorové orientace v laboratorních podmínkách musí být vždy přizpůsobena danému druhu, který je testován. Ze stejného důvodu musí být věnována pozornost použití metodik testování a testovacích arén původně navržených pro savce či ptáky.

Dalším problémem, proč je obtížné srovnávat studie zabývající se prostorovou orientací u plazů, je často nedostatečné oddělení jednotlivých testovaných mechanismů navigace ať už samotnými autory (otázka interpretace), či metodikou pokusů. Tedy v některých případech nelze přesně určit, který z mechanismů navigace byl v daném pokusu testovanými subjekty použit. Dále je také obtížné porovnávat výsledky těchto experimentů vzhledem k různorodým použitím motivací. Dle mého názoru nelze příliš srovnávat výsledky studií, kde byla jako motivace použita potrava či nalezení

vyhřívání kamene (méně silná motivace), se studii, ve kterých je jako motivace použit simulovaný útok predátora či záchrana před utopením (silná motivace). Dále je dle mého názoru obtížné porovnávat výsledky z různých testovacích arén, vzhledem k často odlišným kritériím pokusu (délka trajektorie/čas apod.).

Největším problémem obecně však je velmi malý počet prací zabývajících se prostorovou orientací u plazů. Jak jsem již zmínila nejvíce studií zabývajících se tímto tématem je soustředěno na mořské želvy a to zřejmě proto, že používají velké množství různých typů navigace a také je jejich velice přesná schopnost navigace velmi zajímavá. Dle mého názoru může být dalším důvodem to, že želvy jsou pro laickou veřejnost více atraktivní než například ještěrky.

Je však zřejmé, že plazi jsou vhodnou skupinou pro výzkumy prostorové orientace, protože jak dokazují studie na plazy se orientující, je tato skupina živočichů schopna úspěšně se naučit řešit prostorové úlohy (např. López a kol., 2000). Dále jsou plazi také evidentně schopni používat allothetickou navigaci a je velmi pravděpodobné, že jsou schopni používat kognitivní mapu. Míra prostorových kognitivních schopností šupinatých plazů, ve srovnání s dalšími vývojovými liniemi (příbuznými ptáky a vzdálenými savci) by mohlo přispět k objasnění „vývoje kognitivních schopností“.

Plazi jsou schopni využívat mnoho typů navigace. Dle mého názoru, pokud je zde možnost využití jednodušších mechanismů navigace, jako například cue learning, použijí plazi tyto mechanismy. Dále je velmi časté použití magnetického kompasu, což by dle mého názoru mohlo být shodné pro všechny plazy a což by mohlo být problémem při testování jiných typů navigace. Je tedy nutné při navrhování experimentů s touto variantou počítat a snažit se navigaci pomocí magnetického pole zamezit. Zdůraznila bych zde však především jiný typ navigace a to navigaci pomocí polarizovaného světla (prostřednictvím nebeských těles). Tento typ navigace zřejmě úzce souvisí s intaktním temným okem plazů a je zřejmě také využíván více skupinami plazů a dle mého názoru je možné, že se pomocí polarizovaného světla dokáží navigovat plazi všichni. Tato možnost by tedy měla být při návrhu experimentálních arén, zvláště při umístění pod přirozeným světlem, brána na vědomí a pokusit se tedy navigaci pomocí polarizovaného světla zamezit či ji aspoň experimentálně oddělit od jiných mechanismů.

Pro tuto práci je nejdůležitější schopnost plazů orientovat se pomocí allothetické navigace. Tato schopnost byla prokázána jak u želv (López a kol., 2000), tak u šupinatých plazů (Schall, 2000; Freake, 2001; Jenssen, 2002; Paulissen, 2008; Beltrami a kol., 2010). V dalších experimentech (viz předchozí kapitola o testování allothetické navigace) je použití allothetické navigace možné, avšak nelze ho potvrdit (např., Day a kol., 1999).

Poznatky, že jsou plazi schopni allothetické navigace bych ráda použila pro mojí navazující diplomovou práci, která se bude zabývat testováním schopnosti allothetické navigace u gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*). Proto jsem také v této práci věnovala důraz na schopnosti této navigace u ostatních testovaných plazů. V této práci budou použity především vizuální značky a zřejmě také značky pachové, přičemž budu využívat poznatků získaných z dostupné literatury, především týkajících se motivovatelnosti plazů.

## 8. Seznam použité literatury

- Alyan, S. & Jander, R.** 1994. Short-range homing in the house mouse, *mus musculus* - stages in the learning of directions. *Animal Behaviour*, **48**, 285-298.
- Auburn, Z. M., Bull, C. M. & Kerr, G. D.** 2009. The visual perceptual range of a lizard, *Tiliqua rugosa*. *Journal of Ethology*, **27**, 75-81.
- Barnes, C. A.** 1979. Memory deficits associated with senescence - neurophysiological and behavioral study in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**, 74-104.
- Begall, S., Cervený, J., Neef, J., Vojtech, O. & Burda, H.** 2008. Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 13451-13455.
- Beltrami, G., Bertolucci, C., Parretta, A., Petrucci, F. & Foa, A.** 2010. A sky polarization compass in lizards: the central role of the parietal eye. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 2048-2054.
- Bennett, A. T. D.** 1996. Do animals have cognitive maps? *Journal of Experimental Biology*, **199**, 219-224.
- Biegler, R. & Morris, R. G. M.** 1993. Landmark stability is a prerequisite for spatial but not discrimination-learning. *Nature*, **361**, 631-633.
- Bilbo, S. D., Day, L. B. & Wilczynski, W.** 2000. Anticholinergic effects in frogs in a Morris water maze analog. *Physiology & Behavior*, **69**, 351-357.
- Bingman, V. P. & Cheng, K.** 2005. Mechanisms of animal global navigation: comparative perspectives and enduring challenges. *Ethology Ecology & Evolution*, **17**, 295-318.
- Boal, J. G., Dunham, A. W., Williams, K. T. & Hanlon, R. T.** 2000. Experimental evidence for spatial learning in octopuses (*Octopus bimaculoides*). *Journal of Comparative Psychology*, **114**, 246-252.
- Boal J. G., Karson M. A., Hanlon R. T.** 2003. Spatial learning in cephalopods. In: 10th Annual Inter-national Conference on Comparative Cogni-tion, p 20. Melbourne, FL: Comparative Cog-nition Society.
- Bures, J., Fenton, A. A., Kaminsky, Y. & Zinyuk, L.** 1997. Place cells and place navigation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 343-350.
- Burgess, N., Jeffery, K. J., and O'Keefe, J.** 1999. Hippocampal and parietal foundations of spatial cognition. Oxford University Press Oxford
- Cao, Y., Sorenson, M. D., Kumazawa, Y., Mindell, D. P. & Hasegawa, M.** 2000. Phylogenetic position of turtles among amniotes: evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Gene*, **259**, 139-148.
- Casarrubea, M., Sorbera, F., Magnusson, M. & Crescimanno, G.** 2010. Temporal patterns analysis of rat behavior in hole-board. *Behavioural Brain Research*, **208**, 124-131.
- Casarrubea, M., Sorbera, F., Magnusson, M. S. & Crescimanno, G.** 2011. T-pattern analysis of diazepam-induced modifications on the temporal organization of rat behavioral response to anxiety in hole board. *Psychopharmacology*, **215**, 177-189.
- Cervený, J., Begall, S., Koubek, P., Novakova, P. & Burda, H.** 2011. Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes. *Biology Letters*, **7**, 355-357.
- Chiszar, D. & Carter, T.** 1975. Reliability of individual-differences between garter snakes (*thamnophis-radix*) during repeated exposures to an open-field. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **5**, 507-509.
- Cimadevilla, J. M., Wesierska, M., Fenton, A. A. & Bures, J.** 2001. Inactivating one hippocampus impairs avoidance of a stable room-defined place during dissociation of arena cues from room cues by rotation of the arena. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 3531-3536.
- Cochran, W. W., Mouritsen, H. & Wikelski, M.** 2004. Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. *Science*, **304**, 405-408.

- Collett, T. S.** 1992. Landmark learning and guidance in insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **337**, 295-303.
- Cruse, H. & Wehner, R.** 2011. No Need for a Cognitive Map: Decentralized Memory for Insect Navigation. *Plos Computational Biology*, **7**, 10.
- Day, L. B.** 2003. The importance of hippocampus-dependent non-spatial tasks in analyses of homology and homoplasy. *Brain Behavior and Evolution*, **62**, 96-107.
- Day, L. B., Crews, D. & Wilczynski, W.** 1999. Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal Behaviour*, **57**, 393-407.
- Day, L. B., Crews, D. & Wilczynski, W.** 2001. Effects of medial and dorsal cortex lesions on spatial memory in lizards. *Behavioural Brain Research*, **118**, 27-42.
- Diego-Rasilla, F. J. & Luengo, R. M.** 2007. Acoustic orientation in the palmate newt, *Lissotriton helveticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1329-1335.
- Douglas, R. J.** 1966. Cues for spontaneous alternation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **62**, 171-&.
- Durier, V. & Rivault, C.** 2001. Effects of spatial knowledge and feeding experience on foraging choices in German cockroaches. *Animal Behaviour*, **62**, 681-688.
- Dutton, D. & Andersson, M.** 2002. Personality in Royal Pythons and the human-snake relationship. *Anthrozoos*, **15**, 243-250.
- Ellisquinn, B. A. & Simon, C. A.** 1991. Lizard homing behavior - the role of the parietal eye during displacement and radio-tracking, and time-compensated celestial orientation in the lizard *sceloporus-jarrovi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**, 397-407.
- Emlen, S. T.** 1967. Migratory orientation in indigo bunting passerina cyanea .2. Mechanism of celestial orientation. *Auk*, **84**, 463-&.
- Emlen, S. T.** 1969. The development of migratory orientation in young Indigo Buntings. *Living Bird* 1969:113-124. \*
- Fenton, A. A., Arolfo, M. P., Nerad, L. & Bures, J.** 1994. Place navigation in the morris water maze under minimum and redundant extra-maze cue conditions. *Behavioral and Neural Biology*, **62**, 178-189.
- Foa, 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**, 2918-2924.
- Freake, M. J.** 1999. Evidence for orientation using the e-vector direction of polarised light in the sleepy lizard *Tiliqua rugosa*. *Journal of Experimental Biology*, **202**, 1159-1166.
- Freake, M. J.** 2001. Homing behaviour in the sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*): the role of visual cues and the parietal eye. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 563-569.
- Frisch K. von** 1967. The dance language and orientation of bees. Cambridge, MA: Belknap. \*
- Frye, C. A. & Walf, A.** 2011. Progesterone, Administered Before Kainic Acid, Prevents Decrements in Cognitive Performance in the Morris Water Maze. *Developmental Neurobiology*, **71**, 142-152.
- Fukuda, M., Kobayashi, T., Bures, J. & Ono, T.** 1992. Rat exploratory-behavior controlled by intracranial self-stimulation improves the study of place cell-activity. *Journal of Neuroscience Methods*, **44**, 121-131.
- Gallistel, C. R.:** The Organization of Learning, Cambridge, MIT Press, 1990, 650 stran. \*
- Gould, J. L.** 1986. The locale map of honey-bees - do insects have cognitive maps. *Science*, **232**, 861-863.
- Griffin, D. R.** 1952. BIRD NAVIGATION. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **27**, 359-393. \*
- Gruber, B. & Henle, K.** 2004. Linking habitat structure and orientation in an arboreal species *Gehyra variegata* (Gekkonidae). *Oikos*, **107**, 406-414.
- 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**, 51-60.
- Hull, C. L.** 1934. The concept of the habit-family hierarchy and maze learning: Part I. *Psychological Review*, **41**, 33-54. \*

- Iwabe, N., Hara, Y., Kumazawa, Y., Shibamoto, K., Saito, Y., Miyata, T. & Katoh, K.** 2005. Sister group relationship of turtles to the bird-crocodylian clade revealed by nuclear DNA-coded proteins. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 810-813.
- Jacobs, L. F.** 2003. The evolution of the cognitive map. *Brain Behavior and Evolution*, **62**, 128-139.
- Jeffery, K. J.** 2003. The Neurobiology of Spatial Behaviour. Oxford University Press, Oxford, s. 352. ISSN: 1435-9448.
- Jenssen, T. A.** 2002. Spatial awareness by the lizard *Anolis cristatellus*: Why should a non-ranging species demonstrate homing behavior? *Herpetologica*, **58**, 364-371.
- Jiang, Z. J., Castoe, T. A., Austin, C. C., Burbrink, F. T., Herron, M. D., McGuire, J. A., Parkinson, C. L. & Pollock, D. D.** 2007. Comparative mitochondrial genomics of snakes: extraordinary substitution rate dynamics and functionality of the duplicate control region. *Bmc Evolutionary Biology*, **7**, 14.
- Kraft, P., Evangelista, C., Dacke, M., Labhart, T. & Srinivasan, M. V.** 2011. Honeybee navigation: following routes using polarized-light cues. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **366**, 703-708.
- Kramer G.** 1952. Experiments on bird orientation. *Ibis* 94:265–285. \*
- Lohmann, K. J. & Lohmann, C. M. F.** 1994. Acquisition of magnetic directional preference in hatchling loggerhead sea-turtles. *Journal of Experimental Biology*, **190**, 1-8.
- Lohmann, K. J., Hester, J. T. & Lohmann, C. M. F.** 1999. Long-distance navigation in sea turtles. *Ethology Ecology & Evolution*, **11**, 1-23.
- Lohmann, K. J. & Lohmann, C. M. F.** 1996a. Orientation and open-sea navigation in sea turtles. *Journal of Experimental Biology*, **199**, 73-81.
- Lohmann, K. J. & Lohmann, C. M. F.** 1996b. Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature*, **380**, 59-61.
- Lopez, J. C., Rodriguez, F., Gomez, Y., Vargas, J. P., Broglio, C. & Salas, C.** 2000. Place and cue learning in turtles. *Animal Learning & Behavior*, **28**, 360-372.
- Ma, Y. Y., Yu, P., Guo, C. Y. & Cui, C. L.** 2011. Effects of Ifenprodil on Morphine-Induced Conditioned Place Preference and Spatial Learning and Memory in Rats. *Neurochemical Research*, **36**, 383-391.
- Mallatt, J. & Winchell, C. J.** 2007. Ribosomal RNA genes and deuterostome phylogeny revisited: More cyclostomes, elasmobranchs, reptiles, and a brittle star. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **43**, 1005-1022.
- Marek, C., Bissantz, N., Curio, E., Siegert, A., Tacud, B. & Ziggel, D.** 2010. Spatial orientation of the Philippine bent-toed gecko (*Cyrtodactylus philippinicus*) in relation to its home range. *Salamandra*, **46**, 93-97.
- Marhold, S., Wiltschko, W. & Burda, H.** 1997. A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften*, **84**, 421-423.
- McDonald, R. J., Yim, T. T., Lehmann, H., Sparks, F. T., Zelinski, E. L., Sutherland, R. J. & Hong, N. S.** 2010. Expression of a conditioned place preference or spatial navigation task following muscimol-induced inactivations of the amygdala or dorsal hippocampus: A double dissociation in the retrograde direction. *Brain Research Bulletin*, **83**, 29-37.
- Meilinger, T. & Vosgerau, G.** 2010. Putting Egocentric and Allocentric into Perspective. *Spatial Cognition* *Vii*, **6222**, 207-221.
- Menzel, R., Brandt, R., Gumbert, A., Komischke, B. & Kunze, J.** 2000. Two spatial memories for honeybee navigation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **267**, 961-968.
- Menzel, R., Chittka, L., Eichmuller, S., Geiger, K., Peitsch, D. & Knoll, P.** 1990. Dominance of celestial cues over landmarks disproves map-like orientation in honey-bees. *Zeitschrift Fur Naturforschung C-a Journal of Biosciences*, **45**, 723-726.
- Menzel, R., Greggers, U., Smith, A., Berger, S., Brandt, R., Brunke, S., Bundrock, G., Hulse, S., Plumpe, T., Schaupp, F., Schuttler, E., Stach, S., Stindt, J., Stollhoff, N. & Watzl, S.** 2005. Honey bees navigate according to a map-like spatial memory. *Proceedings of the*



- National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 3040-3045.
- Merkle, T., Rost, M. & Alt, W.** 2006. Egocentric path integration models and their application to desert arthropods. *Journal of Theoretical Biology*, **240**, 385-399.
- Mittelstaedt, M. L. & Glasauer, S.** 1991. Idiothetic navigation in gerbils and humans. *Zoologische Jahrbucher-Abteilung Fur Allgemeine Zoologie Und Physiologie Der Tiere*, **95**, 427-435.
- Mittelstaedt, M. L. & Mittelstaedt, H.** 1980. Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*, **67**, 566-567.
- Modesto, S. P. & Anderson, J. S.** 2004. The phylogenetic definition of reptilia. *Systematic Biology*, **53**, 815-821.
- Moghaddam, M. & Bures, J.** 1996. Contribution of egocentric spatial memory to place navigation of rats in the Morris water maze. *Behavioural Brain Research*, **78**, 121-129.
- Moravec J.** 1999. Svět zvířat VII. Albatros Praha, Praha, str. 110.
- Morris, R.** 1984. Developments of a water-maze procedure for studying spatial-learning in the rat. *Journal of Neuroscience Methods*, **11**, 47-60.
- Morris, R. G. M.** 1981. Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, **12**, 239-260.
- Morris, R. G. M., Garrud, P., Rawlins, J. N. P. & Okeefe, J.** 1982. Place navigation impaired in rats with hippocampal-lesions. *Nature*, **297**, 681-683.
- Muheim, R.** 2011. Behavioural and physiological mechanisms of polarized light sensitivity in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **366**, 763-771.
- Muheim, R., Phillips, J. B. & Deutschlander, M. E.** 2009. White-throated sparrows calibrate their magnetic compass by polarized light cues during both autumn and spring migration. *Journal of Experimental Biology*, **212**, 3466-3472.
- Muller, R. U., Stead, M. & Pach, J.** 1996. The hippocampus as a cognitive graph. *Journal of General Physiology*, **107**, 663-694.
- Munoz, A.** 2004. Chemo-orientation using conspecific chemical cues in the stripe-necked terrapin (*Mauremys leprosa*). *Journal of Chemical Ecology*, **30**, 519-530.
- O'Keefe, J., Dostrovsky, J.:** The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely moving rat. *Brain Res.*, **34**, 1971, s. 171- 175 \*
- O'Keefe, J., Nadel, L.:** The Hippocampus as a Cognitive Map. Oxford, Clarendon Press, 1978 \*
- Papi, F.** 2001. Animal navigation at the end of the century: a retrospect and a look forward. *Italian Journal of Zoology*, **68**, 171-180.
- Paulissen, M. A.** 2008. Spatial learning in the little brown skink, *Scincella lateralis*: the importance of experience. *Animal Behaviour*, **76**, 135-141.
- Petrásek, T., Benkovičová, K., Valeš, K. & Stuchlík, A.** 2009. Navigační úloha aktivního alotetického vyhýbání se místu (AAPA): Užitečná metoda pro hodnocení prostorové kognice a chování laboratorních zvířat. *Psychiatrie*.
- Prior, H., Lingenauber, F., Nitschke, J. & Gunturkun, O.** 2002. Orientation and lateralized cue use in pigeons navigating a large indoor environment. *Journal of Experimental Biology*, **205**, 1795-1805.
- Punzo, F. & Madragon, S.** 2002. Spatial learning in Australian skinks of the genus *Ctenotus* (Scincidae). *Amphibia-Reptilia*, **23**, 233-238.
- Reppert, S. M., Gegeer, R. J. & Merlin, C.** 2010. Navigational mechanisms of migrating monarch butterflies. *Trends in Neurosciences*, **33**, 399-406.
- Rodriguez, F., Lopez, J. C., Vargas, J. P., Gomez, Y., Broglio, C. & Salas, C.** 2002. Conservation of spatial memory function in the pallial forebrain of reptiles and ray-finned fishes. *Journal of Neuroscience*, **22**, 2894-2903.
- Rossier, J., Kaminsky, Y., Schenk, F. & Bures, J.** 2000. The place preference task: A new tool for studying the relation between behavior and place cell activity in rats. *Behavioral Neuroscience*, **114**, 273-284.
- Schall, J. J.** 2000. Learning in free-ranging populations of the whiptail lizard *Cnemidophorus murinus*. *Herpetologica*, **56**, 38-45.
- Southwood, A. & Avens, L.** 2010. Physiological, behavioral, and ecological aspects of migration in

- reptiles. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, **180**, 1-23.
- 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**, 95-105.
- Stone, A., Ford, N. B. & Holtzman, D. A.** 2000. Spatial learning and shelter selection by juvenile spotted pythons, *Anteresia maculosus*. *Journal of Herpetology*, **34**, 575-587.
- Stuchlík, A., Rezacova, L., Vales, K., Bubenikova, V. & Kubik, S.** 2004. Application of a novel Allothetic Place Avoidance task (AAPA) in testing a pharmacological model of psychosis in rats: comparison with the Morris Water Maze. *Neuroscience Letters*, **366**, 162-166.
- Stuchlík, A.** 2003. Prostor a prostorová orientace., *Česká Fyziologie*.
- Tolman, E. C.** 1948. Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, **55**, 189-208.
- Warrant, E. & Dacke, M.** 2010. Visual Orientation and Navigation in Nocturnal Arthropods. *Brain Behavior and Evolution*, **75**, 156-173.
- Wehner, R.** 1992. Arthropods. In *Animal Homing* (ed. F. Papi), pp.371–395. London: Chapman & Hall. \*
- Wehner, R.** 2003. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, **189**, 579-588.
- Wehner, R. & Muller, M.** 2006. The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 12575-12579.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 1999. The orientation system of birds - I. Compass mechanisms. *Journal Fur Ornithologie*, **140**, 1-40.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 2001. Clock-shift experiments with homing pigeons: a compromise between solar and magnetic information? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 393-400.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 2009. Avian Navigation. *Auk*, **126**, 717-743.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R.** 2005. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, **191**, 675-693.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R., Keeton, W. T. & Madden, R.** 1983. Growing up in an altered magnetic-field affects the initial orientation of young homing pigeons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **12**, 135-142.
- Zardoya, R. & Meyer, A.** 2001. The evolutionary position of turtles revised. *Naturwissenschaften*, **88**, 193-200.
- Zeil, J.** 1998. Homing in fiddler crabs (*Uca lactea annulipes* and *Uca vomeris* : Ocypodidae). *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology*, **183**, 367-377.

\* převzané citace