

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Oddělení ekologie a etologie



Magisterská diplomová práce

**Aspekty prostorové orientace u gekončíka
nočního *Eublepharis macularius***

Bc. Tereza Hášová

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Eva Landová, Ph.D.
Konzultant: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce je částečně tvořena pokračováním v pokusech s totožnými testovanými zvířaty předešlé diplomové práce Mgr. Moniky Voňavkové z roku 2013. Data, která byla v roce 2013 použita byla opětovně vyhodnocena a diskutována v jiných souvislostech. Tato část tvoří zhruba jednu třetinu této práce.

V Praze, 12.8.2016

Tereza Hášová

Poděkování

Ráda bych zde poděkovala své školitelce doktorce Evě Landové a konzultantovi, kterým byl docent Daniel Frynta, za jejich podnětné připomínky a spoustu času, který věnovali tomu, aby tato práce vznikla. Dále děkuji mé předchůdkyni, Mgr. Monice Voňavkové, za pečlivý sběr dat. Sluší se poděkovat i těm studentům, kteří mi pomáhali zejména se statistickými výpočty (Mgr. Barbora Žampachová), s technickou obsluhou počítačových programů (Mgr. Kateřina Englerová, Mgr. Lucie Štefanská) a s mým pobytem v chovech (Mgr. Olga Šimková). Velký dík patří i kolektivu z ČVUT (Fakulta biomedicínského inženýrství), který sestrojil a obsluhoval experimentální plošinu v Kladně. Na posledním místě, avšak v neposlední řadě, chci poděkovat za podporu své vlastní rodině, i rodině, která mě za svou přijala. Zejména pak si za trpělivost, ochotu a pevné nervy zaslouží poděkování můj muž Tomáš.

Abstrakt

Cílem práce bylo testování různých aspektů, které mohou ovlivňovat schopnosti prostorové orientace u gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*) v Morrisově vodním bludišti (MWM). Pokusná zvířata této skupiny byla již jednou testována (diplomová práce Voňavková, 2013) a po několika časových úsecích (dvou a čtyřměsíční pauze) byl tento test alothetické orientace proveden znovu. Zopakování testu je nutné ověření dlouhodobé paměti naučené prostorové informace, popřípadě ke zjištění její extinkce.

Hlavním cílem práce je zjistit, zda si zvířata i po víceměsíční pauze pamatují orientační značky z tréninku nebo zda bude učení probíhat znovu od začátku. U 18 % testovaných gekončků se postupně dráha zkracovala, ale jejich čas nalezení ostrůvku zůstával stejný. U 43 % zvířat se čas dosažení ostrůvku zhoršoval, ale délka dráhy se neměnila. Zvířata si tedy pamatovala, kde se nachází ostrůvek, ale jejich motivace k němu doplavat byla mnohem nižší než v prvních sezeních.

Dalším cílem bylo ověřit, zda jsou gekončíci vůbec schopni hlavou kompenzovat pasivní a aktivní pohyb těla (udržet si značky umístěné na aréně v zorném poli) a zjistit, jestli orientační značky mohou být vůbec používány jako vodítka v MWM. Koordinace pohybů hlavy vzhledem k poloze těla byla testována v klidové situaci i ve stresu ve speciálním zařízení (pohyblivá plošina). Gekončíci jsou schopni aktivně kompenzovat pohyb v rozsahu průměrně 10 % pohybu plošiny, a to lépe ve stresových situacích během pomalejší rychlosti náklonu podložky. Je tedy pravděpodobné, že jsou schopni sledovat značky umístěné na aréně po celou dobu své plavby.

Používání značek ke kódování prostoru je spojeno i se schopností asociačního učení. Síla a rychlost asociačního podmiňování byla u gekončků ověřována pomocí klasického podmiňování. U 13 % zvířat se postupně zvyšoval počet dotyků stimulu, latence dotyku se snižovala u 16 %. Lze tedy říci, že schopnost asociovat si dva podněty v jednoduchém laboratorním testu je velmi rozdílná mezi jedinci a jen malá část testovaných zvířat v tomto testu uspěla. Dalším cílem bylo otestovat celý soubor jedinců testem reaktivity a definovat její typ u každého zvířete. Tyto údaje o reaktivitě se odrazily zejména ve výkonech v testu asociačního učení a v aktivitě během testů v MWM.

Klíčová slova: prostorová orientace, alothetická orientace, gekončík noční, asociační učení, postojové korekce, reaktivita

Abstract

The main objective of this thesis was to test different aspects that might influence the ability of spatial orientation of leopard gecko (*Eublepharis macularius*) in Morris water maze (MWM). This group of animals has already been tested once before (thesis Voňavková, 2013). After a few intervals (two & four months break) this test of allothetic orientation was repeated. Repetition of the test is necessary to verify whether there are evidence of a learned spatial orientation within the long-term memory or not (extinction of spatial information).

The main objective of this thesis is to find out whether the animals are able to remember the orientation marks from the training after a several-months break, or if they will have to learn the task again from the beginning. In 18 % of tested geckos the track has been gradually shortened, but the time of finding goal-location (platform) remained the same. In 43 % of animals the time necessary to reach platform got worse, but the length of the track remained the same. Thus, animals remembered where the platform is located, but their motivation to reach it was much lower than at a first few sessions.

Another objective was to verify whether geckos are even able to compensate the active and passive body movement by their head, keep the graphic marks on the arena in their field of vision and determine whether the graphic marks may be used as a guide in MWM. Coordination of head movements in relation to position of a body has been tested during the rest and during the stress situation in a special device (movable platform). Geckos are able to actively compensate body movement by their head at, in average, 10 % of the movement of the movable platform. They are able to perform better during the stress situations at a slower moving speed of a movable platform. Therefore, it's likely that geckos are able to follow the marks on the arena in the course of their movement.

Using the marks for coding the space is also connected to the ability of associative learning. The strength and the speed of the association has been verified by classical conditioning. In 13 % of tested geckos the number of contacts with the bead has gradually increased, contact latency decreased in 16 % of animals. Therefore, we can say that the ability of the associate two stimuli during the simple laboratory test varies between each individual and just a small amount of the individuals succeed in the test. Another objective was to test a set of animals by the reactivity test and define the type of a reactivity within each animal. These reactivity data was strongly evident in the test of associative learning and activity during tests in the MWM.

Keywords: spatial orientation, allothetic orientation, leopard gecko, associative learning, postural corrections, reactivity

Obsah

| | |
|---|-----------|
| Úvod..... | 1 |
| Cíle práce..... | 4 |
| Literární přehled..... | 5 |
| Gekončík noční | 5 |
| Prostorová orientace..... | 9 |
| Typy prostorové orientace..... | 10 |
| Trasová navigace a kognitivní mapa..... | 12 |
| Prostorová orientace pomocí kompasů..... | 15 |
| Paměť a homologie mozku savců, ptáků a plazů..... | 18 |
| Neurobiologie prostorové paměti..... | 23 |
| Postoj a jeho korekce..... | 26 |
| Neurobiologie postojových korekcí..... | 30 |
| Teorie asociačního učení..... | 31 |
| Příklady studií asociačního učení | 34 |
| Neurobiologie asociačního učení..... | 35 |
| Personalita a reaktivita..... | 37 |
| Metodika..... | 44 |
| Metodika a popis pokusů..... | 44 |
| Chov..... | 44 |
| Morrisovo vodní bludiště..... | 45 |
| Původní experiment v MWM..... | 46 |
| Retrénink v MWM..... | 48 |
| Testování na experimentální plošině..... | 51 |
| Asociační učení..... | 53 |

| | |
|---|------------|
| Test reaktivity..... | 55 |
| Statistické metody a způsob vyhodnocení..... | 57 |
| Pokusy v MWM..... | 57 |
| Testování postojových korekcí na plošině..... | 61 |
| Asociační učení..... | 62 |
| Reaktivita..... | 62 |
| Úspěšnost ve všech testech..... | 62 |
| Výsledky..... | 64 |
| Pokusy v MWM..... | 64 |
| Postojové korekce..... | 74 |
| Reaktivita..... | 77 |
| Asociační učení..... | 79 |
| Úspěšnost ve všech testech..... | 84 |
| Diskuze vlastních výsledků..... | 93 |
| Pokusy v MWM..... | 93 |
| Postojové korekce..... | 101 |
| Asociační učení a reaktivita..... | 105 |
| Úspěšnost ve všech testech..... | 107 |
| Závěr..... | 110 |
| Seznam literatury..... | 113 |
| Přílohy..... | 122 |
| Příloha 1. Pokusy ve vodním bludišti | 122 |
| Příloha 2. Asociační učení..... | 130 |

Úvod

Z hlediska přežití a zvýšení fitness jsou pohyb, orientace v prostoru a schopnost rychlé korekce postoje pro gekončíka klíčové dovednosti (*Gaulin & Fitzgerald, 1989; Noble et al., 2012*). Orientace a navigace se zkoumá u mnoha skupin živočichů, ale navigace na dlouhé geografické vzdálenosti se studuje především u mořských želv a ptáků. U většiny těchto prací se ale zkoumá jen tzv. kompasová navigace (např. *Lohmann et al., 2007; Dodge et al., 2015*). Alothetická orientace, kdy zvíře využívá prostorové vztahy mezi značkami, je jedním z typů orientace na malé škále a je zejména u „plazů“ studována poměrně málo (*Burghardt, 2013*). U testovaných druhů jsou často používány pokusy, při nichž je zvíře transportováno na jiné místo a odtud vypuštěno (*Sceloporus jarrovi, Ellis-Quinn & Simon 1991*). Sleduje se poté trasa a případný návrat zvířete zpět do domovského okrsku (také např. *Columba livia, Bingman & Jones, 1994; Anolis cristatellus, Jenssen, 2002*).

Alothetická navigace v užším smyslu pomáhá zvířeti se orientovat v prostoru pomocí vzájemných vztahů mezi značkami, které nejsou závislé na jediné značce („cue learning“) ani na pozici subjektu (*Benhamou & Poucet, 1995; Meilinger & Vosgerau, 2010*). Stacionární značky mohou být blízké (v experimentech vnitroarénové) nebo vzdálené (mimoarénové) (*Bureš & Fenton, 2000; Petrásek et al., 2009*). Během orientace na malé škále jsou i kromě značek využívány i různé gradienty prostředí, které využívají druhy schopné kompasové navigace. Plazi používají kompasovou navigaci i na geograficky velmi krátké vzdálenosti, i v rámci domovského okrsku (*Zug et al., 2013; Phillips et al., 2002*). Tyto gradienty jsou používány jako doplňující informace k celkové alothetické navigaci (u gekončíků nebyla kompasová navigace zatím zjištěna, ale lze ji předpokládat). Nicméně metodika ověřování schopnosti alothetické orientace podle značek, například v Morrisově vodním bludišti, byla designovaná a je používána zejména s ohledem na hlodavce (*Morris, 1984*). Pokud si zvíře kombinací různých informací o prostoru vytvoří tzv. kognitivní mapu prostředí, může se podle ní navigovat (*Tolman, 1948; Salas et al., 2003*). Tento způsob orientace je ovšem dost komplexní a není zatím potvrzeno, zda jsou tvorby kognitivní mapy plazi schopni (*Jacobs, 2003; Bennett, 1996*).

Tato práce navazuje na předchozí diplomovou práci (*Voňavková, 2013*), která testovala schopnost gekončků orientace a navigace pomocí značek v prostředí vodního bludiště. Zvířata v tomto testu využívala zřejmě vnitro i mimoarénové značky, což svědčí pro schopnost alotheticke orientace. Podle těchto značek se později zvířata navigovala a postupně si upevňovala paměťovou stopu trasy k ostrůvku, a zároveň tuto trasu s přibývajícím tréninkem zkracovala. V této práci bylo studována síla paměťové stopy a další kognitivní a osobnostní vlastnosti zvířat, které mohly ovlivnit jak předchozí fázi učení, tak i kvalitu dlouhodobé paměti.

S orientačními schopnostmi souvisí i otázka pohybových možností zvířete. Zejména sledování vnitro i mimoarénových značek v MWM vyžaduje jeho schopnost dobře kompenzovat pohyb těla hlavou a neztratit tak tyto značky ze zorného pole. Běžný způsob pohybu po povrchu je u gekončika kvadrupední, klasicky dorsální stranou těla vzhůru, zatímco pohyb končetin je laterální a trup se při pohybu vpřed ohýbá ze strany na stranu (*Farley & Ko, 1997; Nam et al., 2008*). I při tomto typu pohybu na rovině a do kopcovitého terénu je důležitá jak hmotnost těla a jeho těžiště, tak i schopnost kompenzovat vlastní pohyb těla hlavou (*Birn-Jeffery & Higham, 2014*). Zároveň je pro zvíře životně důležité jakékoliv vychýlení postoje okamžitě rozpoznat a ihned napravit (například při běhu na nerovném terénu). Plavání může být oproti očekávání pro tento druh přirozený způsob pohybu (má habitaty i v blízkém okolí řek a probíhají zde sezónní záplavy), i když méně častý. Je třeba si uvědomit, že schopnost dohlédnout při pohybu na vzdálenou značku v prostoru může být limitována rozsahem pohybové kompenzace hlavy. Proto byla u gekončků na prototypu experimentální náklonové plošiny testována schopnost kompenzace pohybu hlavou a její vliv na performanci v MWM. Jedinci, kteří mají velký rozsah kompenzace jsou schopni vidět mimoarénové značky a orientovat se podle nich, jedinci s nízkým rozsahem mohou používat jen blízké vnitroarénové značky.

Pro úspěšnou orientaci během testu v MWM je nutná i dobře fungující paměť (*Fagan et al., 2013*). Samotnou rychlost učení lze otestovat asociacním učením, například metodou klasického podmiňování. Není mnoho prací, které by demonstrovaly schopnost dlouhodobé paměti u jednotlivých druhů plazů (mimo např. *Powell, 1967; Kleinginna, 1970; Leal & Powell, 2012*), ale přesto se zdá, že plazi jsou schopni si pamatovat nejen trasu (např. *Mueller-Paul et al., 2012a;b*), ale i různé asociace: potravní asociace *Wilkinson & Huber, 2012*; operantní podmiňování *Weiss & Wilson, 2003*;

prostorovou orientaci pomocí značek *López et al., 2003*; reverzní učení *Leal & Powell, 2012*; diskriminační úlohy *Gaalema, 2011*). Během těchto pokusů jsou ale mezi jedinci velké rozdíly ve výkonu. Kognitivní schopnosti plazů jsou zřejmě na podobné úrovni jako u savců a ptáků (*Burghardt, 2013*), ale bohužel je lze jen obtížně motivovat a učení lze testovat jen pokud jsou zvířata během experimentu dostatečně aktivní (*Day et al., 2003; Stone et al., 2000*). Aktivita a motivace zvířat je nutná ve všech testech použitých v této práci, ať už jde o motivaci pudem sebezáchovy (v testování v MWM) nebo potravní (během asociačních testů). Dalším experimentálním problémem je také jejich rozdílná behaviorální aktivita při různých teplotách (*Hertz et al., 1982; Hernandez-Divers, 2001*).

Reaktivita zvířete hraje zřejmě důležitou roli v jeho výsledcích ve všech typech testů. Reaktivita jedince odráží jeho „boldness“ (odvážnost), čili způsob chování v nebezpečné situaci a zároveň je charakteristikou personality (*Carazo et al., 2014; McEvoy, et al., 2015; López et al., 2005; Le Galliard et al., 2015*) Podle *Mell et al., 2016*, který testoval personalitu u ještěrek *Zootoca vivipara*, se dělí jedinci na více agresivní (zároveň více riskující, s nižší mírou sociability a s vyšší metabolickou odpovědí na stres) a klidnější (sociálnější, aktivní, s nízkou mírou stresu). Personalitní rysy tedy mohou netriviálně ovlivňovat schopnosti prostorového učení (*Carazo et al., 2014*). Lze tedy předpokládat vztah mezi odvážností a výkonem během kognitivních testů (*Carere & Locurto, 2011*) i v MWM. U gekončků nočních může být reaktivita zvířat propojena s proximálním mechanismem, kdy vyšší inkubační teplota spojená s vyššími hladinami androgenů vede ke kompletní změně fyziologie a chování (*Flores et al., 1994*).

Tato práce je obecně zaměřena na schopnosti gekončíka nočního orientace v prostoru, na jeho postojové korekce během pohybu podložky, asociace předmětu s potravou pomocí klasického simultánního podmiňování a reaktivitu (čili kognitivní, performační a personalitní charakteristiky, které by mohly výkonnost testu v MWM ovlivňovat). Získané údaje v jednotlivých testech byly navzájem porovnávány a posuzována byla korelace těchto různých dovedností, aby bylo zjištěno, zda prostorovou paměť ovlivňuje schopnost kompenzace pohybu hlavou (ovlivnění viditelnosti) nebo i jiné testy zaměřené na rychlost učení a reaktivitu jedinců.

Cíle práce

Hlavním cílem této práce bylo zjistit, zda jsou gekončíci schopni vykazovat stejně dobré výsledky během retréninku v Morrisově vodním bludišti po čtyřech měsících netrénování (původní tréninky probíhaly 21 měsíců). Pokud by si byli schopni zapamatovat trasu i po delší pauze, jejich časy nalezení ostrůvku a délky trasy plavání by byly srovnatelné s předchozími výsledky na konci původního pokusu, a to zejména u zvířat, která se prokazatelně učila (diplomová práce *Voňavková, 2013*). Dalším úkolem bylo odlišit od sebe naučení prostorové informace a motivace pracovat v prostorové úloze. Prostorovou orientaci odráží uplavaná dráha, zatímco čas dosažení ostrůvku v sobě zahrnuje jak složku prostorového učení, tak i motivace. Celková uplavaná dráha byla vyhodnocena z 26 experimentů z práce M. Voňavkové a z 30 pokusů vlastních (retrénink).

Souvisejícím cílem bylo zvířata s tréninkem i bez tréninku v MWM otestovat na experimentální plošině, k získání dat o jejich postojových korekcích a údajů o jejich rozsahu kompenzace pohybu podložky. Tato data nám poskytují informace o individuální míře kompenzace, která může být důležitá pro alothetickou orientaci v MWM. Dalším úkolem bylo porovnat výkon v MWM a rozsah kompenzace.

Dalším cílem bylo testovaná zvířata naučit potravní asociaci odměny s předmětem. Tento test má za cíl ověřit schopnost a rychlost učení jedinců a porovnat je s jejich učením ve vodním bludišti. Alothetická orientace je asociace prostorových vztahů mezi značkami a pozicí ostrůvku a může tedy záviset na schopnosti efektivně se učit jednoduché asociace mezi stimuly. Cílem tedy bylo porovnat kognitivní výkon v jednoduchém klasickém podmiňování s rychlostí učení a pamětí v testu v MWM.

Dalším cílem bylo zvířata otestovat testem reaktivity k získání informací o jejich behaviorální strategii. Proaktivita může pozitivně zvyšovat motivaci k učení (odvážná zvířata jsou více ochotná explorovat neznámé objekty), na druhou stranu reaktivnější zvířata mohou být procedurou více stresována (*Carere & Locurto, 2011*). Dále pak výsledky testu reaktivity, odrážející „boldness“ (odvážnost) zvířete, porovnat se všemi typy testů a případně vymezit jejich souvislost. Testována byla hypotéza, že, aktivní (defenzivní) jedinci budou mít v testu v MWM a asociačního učení lepší výsledky, než jedinci s útěkovou strategií. Aktivní jsou úspěšnější, protože se nebojí interagovat s neznámým stimulem a tím mají vyšší šanci si asociaci rychleji a lépe zapamatovat.

Posledním cílem pak bylo data ze všech testů vzájemně porovnat, abychom získali základní orientaci o možných kauzálních vztazích, které bude možno v budoucnosti testovat specifickými experimenty.

Literární přehled

Gekončík noční

Gekončík noční (*Eublepharis macularius*) je šupinatý plaz (ze skupiny *Gekkonidae*), který je pro svou nenáročnost oblíbeným pokusným i v domácích podmínkách chovaným zvířetem. S ocasem je dlouhý asi 25 cm, pohybuje se po čtyřech končetinách s drápkami (které používá při lezení po skalách) a dožívá se asi 20 let. Na rozdíl od pravých gekonů nemají jejich končetiny schopnost se přisát na plochu a také oproti gekonům mají pohyblivá oční víčka (*Poch & Dever, 2003; Seufer et al., 2005*). Klasické zbarvení je žlutobílé s mnoha hnědými skvrnami, ale chovná zvířata mají často i jiné barevné formy. Jejich poměrně krátký a tlustý ocas je zásobárnou energie a v případě ohrožení jsou schopni jeho autotomie (*Dial & Fitzpatrick, 1981; Bateman & Fleming, 2009*).

Gekončík se živí hmyzem a je aktivní především večer a v noci. Při chovu v laboratorních podmínkách je nutno podávat navíc vitamin D a vápník, aby zvíře optimálně prospívalo (*Poch & Dever, 2003*).

Původně pochází ze suchých a polosuchých oblastí (zejména pouště, polopouště, kamenité a skalnaté oblasti, ale i okolí řek) s ojedinělou vegetací Středního Východu (jihovýchod Afghánistánu, Pákistán, Indie). V místech jeho výskytu probíhají velké změny habitatu během roku (sezónní záplavy v okolí řek) (*Seufer et al., 2005; Khan, 2008*). Prostředí, ve kterém tento druh žije je tedy velmi rozmanité (*Khan et al., 2012*). Pohyb po různých substrátech (kameny, písek, bahno) i přímo ve vodě je pro gekončíka přirozeným. Přes den se ve volné přírodě ukrývá před přímým slunečním svitem v prasklinách a štěrbinách nebo pod kameny (*Poch & Dever, 2003*).

Díky velkým výkyvům teplot a dalších gradientů v jeho různorodém prostředí výskytu je v laboratorních podmínkách schopen tolerovat nepřesné splnění jeho

optimálních požadavků, a tím je tedy velmi vhodným druhem k chovu a testování (Cobaugh, 2013).

Z důvodu různých typů habitatů musí být tedy gekončík flexibilní z hlediska pohybové motoriky a prostorové orientace. Jeho domovské prostředí se rychle mění, tudíž je nutné si pamatovat trasy podle stálých značek a tato schopnost se také odráží v úspěšnosti přežívání jedince (Noble et al., 2012).

Vejce gekončíka jsou s pevným tuhým obalem a zpravidla jsou dvě v jedné snůšce. Mláďata se líhnou zpravidla po 60 dnech inkubace (Seufer et al., 2005). Fertilita, velikost snůšky a frekvence kladení vajec se zvyšuje pokud se samice během rozmnožovacího období spáří se dvěma samci. Zároveň tyto proměnné nezávisí na počtu kopulací (s jedním samcem), ale vliv na ně má počet samců, kteří se samicí kopulovali (LaDage et al., 2008).

U gekončíků je viditelný sexuální dimorfismus - zejména v celkové velikosti těla a velikosti hlavy. Délka těla samice bez ocasu je asi 129 mm, u samce pak 138 mm. U samců jsou navíc přítomné prekloakální póry a také jsou silně teritoriální (Kratochvíl & Frynta, 2002). Agrese samců se projevuje zejména vůči jiným samcům, pohlaví jedince rozpoznávají feromonálně (Mason & Gutzke, 1989; Steele & Cooper, 1997). Během agresivního chování se samec natočí k soupeři bokem a pohybuje rychle ocasem ze strany na stranu (Poch & Dever, 2003). Velikost samčí hlavy nejspíše souvisí s jejich teritorialitou, používají ji jako zbraň při souboji. Ventrální prekloakální žlázy jsou pak používány k chemickému označení teritoria (Kratochvíl & Frynta, 2002).

Chování mezi samci a samicemi je podmíněno vizuálním vzhledem i feromonálně. Samci jsou vůči jiným samcům velmi agresivní, vůči samicím mnohem méně (Poch & Dever, 2003). Konfliktní situace a agonistické chování samce bylo pozorováno během svlékání samice. Toto chování samce je způsobeno nedostupností samičích feromonů během svlékání (čili samec nemá jistotu, zda je svlékající se jedinec samicí) (Mason & Gutzke, 1989).

Samci gekončíků rozeznávají přítomnost samice pomocí rychlého vyplazování jazyka a zachytávání feromonů. Při zachycení pachu samice se toto chování projevuje ve zvýšené míře a také se zvyšuje pravděpodobnost sexuálního chování (rychlé vibrování ocasem). Zároveň samci rozeznávají své vlastní feromony od pachu jiných samců. Tímto

jevem je zřejmě podmíněna silná samčí teritorialita, protože u samic (při prezentování pachy jiné samice) nebyly tyto výsledky zjištěny (*Steele & Cooper, 1997*).

Byla také zkoumána teritorialita samců a její souvislost s velikostí oblastí mozku a mírou předchozích zkušeností (*Crews et al., 1997*). Při testu sexuální dospělosti původně izolovaných jedinců byla zjištěna klesající velikost preoptické oblasti hypothalamu s věkem (pouze u samců). Zároveň na velikost této oblasti měly vliv předchozí sexuální zkušenosti – oblast se zvětšovala a metabolická aktivita byla vyšší v jádrech asociovaných se sociosexuální funkcí. Tyto změny ale nebyly zjištěny v krevních vzorcích, detekovanou změnou u samců s více sexuálními zkušenostmi byla pouze zvyšující se hladina androgenu. Tyto změny jsou zároveň závislé i na prenatalních událostech, např. na inkubační teplotě.

Pohlaví tohoto druhu je určené inkubační teplotou. Při nižších inkubačních teplotách (24-26°C) se rodí pouze samice, s vyšší teplotou vzrůstá i poměr samců, a při inkubačních teplotách nad 32°C se vyvíjejí zpravidla pouze samci (*Poch & Dever, 2003; Seuffer et al., 2005*). Zároveň se z jedné snůšky vyvine jen jedno pohlaví (ve 30°C se vyvíjejí obě pohlaví ve shodném poměru). Je zde tedy možný vliv i genetických faktorů (*Kratochvíl et al., 2008; Gamble, 2010*). Někdy se při vyšších, typicky „samčích“, teplotách, narodí samice, tyto jsou pak označovány jako „hot females“. „Hot females“ jsou morfologicky velmi podobné samcům a jsou více agresivní než samice narozené za nižších inkubačních teplot (*Viets et al., 1993*). Inkubační teplota dále určuje i potravní chování, rychlost růstu a hladinu hormonů (*Gamble, 2010*).

I behaviorální změny u gekončků záleží na inkubační teplotě. Velikost určitých oblastí mozku u jedinců vyvinutých během různých inkubačních teplot byla sledována v práci *Coomber et al., 1997*. Inkubační teplota i determinované pohlaví ovlivňují metabolickou kapacitu v různých částech mozku (zejména v anteriorní a laterální část hypothalamu, dorsal ventricular ridge [DVR], preoptické oblasti, striatu, externí amygdale a dalších). V těchto oblastech je vyšší aktivita u jedinců vylíhlých při vyšších inkubačních teplotách (produkující samce a „hot females“). Samci měli v porovnání se samicemi metabolickou aktivitu těchto oblastí vždy vyšší, ať už se vylíhli za jakýchkoli teplot. U samců vylíhlých za typicky „samčí“, vyšší teploty inkubace, byly také zjištěny vyšší hladiny androgenů v krvi oproti samcům vylíhlých za nižších teplot. Chování zvířete je tedy ovlivněno jeho pohlavím, ale i teplotou inkubace.

Při umělém zvýšení hladiny testosteronu byl pozorován vliv na velikost preoptické oblasti a ventromediálního hypothalamu. Tyto oblasti jsou spojovány se sexuálně diferencovanými funkcemi. U kastrovaných jedinců (samců i samic) inkubovaných za nižších teplot tyto oblasti mozku zůstávaly stejně velké i přes vyšší hladinu testosteronu. U jedinců inkubovaných za vyšších („samčích“) teplot byly ovšem tyto oblasti zvětšeny – inkubační teplota tedy přímo ovlivňuje velikost určitých oblastí mozku. Na funkčnost a míru aktivity oblastí mozku mají tedy vliv i jiné faktory, než jen hladiny steroidních hormonů (*Crews et al., 1996*).

Ve studii *Jančúchová-Lásková et al., 2015* byly předneseny výsledky křížení dvou přirozeně alopatricky distribuovaných druhů, gekončika nočního *Eublepharis macularius* a blízce příbuzného *Eublepharis angramainyu*. Bylo prokázáno, že F1 generace vzniklá jejich křížením byla životaschopná a plodná, jedinci byli bez malformací. Výskyt plodných hybridů takto rozdílných druhů je překvapením a je možné, že podobná hybridizace by mohla probíhat i u jiných vzájemně příbuzných druhů ještěřů.

Nejčastějšími studiemi tohoto druhu jsou tedy práce ohledně rozmnožování, teplotně determinovaného pohlaví a sexuálního dimorfismu. Dále pak byla studována jejich behaviorální odpověď na stresový stimul. Bylo prokázáno, že reaktivita tohoto druhu závisí zejména na věku a velikosti jedince (*Landová et al., 2013*). Více jsem se na reaktivitu, vliv inkubační teploty na chování a antipredační strategie tohoto druhu zaměřila v kapitole Reaktivita (str.37).

Pro zkoumání schopnosti orientace u plazů se využívá většinou suché arény nebo radiálního bludiště (např. *Mueller-Paul et al., 2012a,b*), případně translokace z místa původního pobytu (*Ellis-Quinn & Simon 1991*). Také byla diskutována vhodnost použití vodní arény pro zkoumání alothetické navigace gekončiků. Zvířata ve vodní aréně během těchto pokusů byla schopna vyhledávat ostrůvek a zkracovat čas jeho nalezení, je tedy možno zkoumat jejich orientační schopnosti za pomoci tohoto testu (*Rodríguez et al., 2002; Foà et al., 2009; Voňavková, 2013*). Prostorová paměť gekončiků je tedy natolik výkonná, aby se zvíře motivované pudem sebezáchovy bylo schopné ve svých navigačních dovednostech zlepšovat.

Podmiňovacích testů provedených na plazech je obecně celkem nízké množství (např. *Powell, 1967; Weiss & Wilson, 2003; Leal & Powell, 2012*), přímo na tomto druhu bohužel nebylo klasické nebo operantní podmiňování vůbec zkoumáno.

Prostorová orientace

Prostorová navigace informuje jedince o své vlastní poloze v prostředí a také o poloze ostatních objektů (*Benhamou & Poucet, 1995; Stuchlík, 2003*). Tyto vizuální informace mohou být dále podpořeny údaji o geomagnetické poloze, poloze nebeských těles apod., pokud je jejich detekce zvíře schopno (takzvaná kompasová navigace, *Phillips et al., 2001; Meyer-Rochow, 2014; Foà et al., 2009*). Zejména magnetická navigace je u plazů zkoumána hlavně na mořských želvách, které ji používají při zeměpisně dlouhých migracích (např. *Lohman et al. 1999; Dodge et al., 2015*). Je ale studii potvrzeno, že některé druhy plazů využívají tuto kompasovou navigaci i na krátké vzdálenosti – *Podarcis siculus, Beltrami et al., 2010; Sceloporus jarrovi, Ellis-Quinn & Simon 1991; Tiliqua rugosa, Zug et al., 2013*. Více jsem se na kompasovou navigaci zaměřila v kapitole Prostorová orientace pomocí kompasů (str.15).

Schopnost orientace v prostoru je silně spojena i s dovedností zapamatovat si určité trasy nebo lokality a zejména pak značky v prostoru (a jejich vzájemné vzdálenosti a další vlastnosti), které usnadňují navigaci (*Krochmal et al., 2015; Pearce, 2008*).

Že tato dovednost podléhá selekčnímu tlaku, dokládá příklad tzv. „range size hypotézy“, která byla testována u druhu hlodavce *Microtus pennsylvanicus* (*Healy et al., 2009*). Ta tvrdí, že samec, který si lépe zapamatuje prostorové značky a jejich vztahy na velkém území, má větší šanci kopulovat s více samicemi – pamatuje si pozice domovských okrsků jednotlivých samic. Proto mají samci tohoto polygynního druhu obecně lepší prostorovou orientaci než samice. Orientace v prostoru je tedy důležitým prvkem v přežití a rozmnožování jedince.

Zvíře si také může vytvořit prostorovou mapu prostředí uloženou v dlouhodobé paměti (kognitivní mapování), pomocí které se naviguje v prostředí (*Jacobs, 2003; Jacobs & Schenk, 2003; Fagan et al., 2013*). Kognitivní mapa je podle *Gallistel, 1990* vnitřní reprezentace prostoru, která umožňuje jedinci se v něm pohybovat. Podle *Pearce, 2008* se kognitivní mapa zakládá na vnímání celého reprezentovaného prostoru a jeho značek, a jejím používáním je zajištěna možnost tvorby zkratk, které umožňují rychlejší dosáhnutí cíle a překonávání překážek. Existence kognitivní mapy však není dokázána a má i odpůrce, kteří tvrdí, že tvorba zkratk k cíli, které jsou považovány za důkaz používání této mapy, je závislá na jednodušších mechanismech orientace –

rozpoznání vzdálené značky prostoru (*Bennett, 1996; Grieves & Dudchenko, 2013*). Více v kapitole Trasová navigace a kognitivní mapa (str.12).

Orientace plazů v prostoru je podle studií v zásadě srovnatelná se schopnostmi ptáků a savců (jsou ovšem nezanedbatelné rozdíly ve výsledcích nejenom mezi jednotlivými druhy plazů, ale i mezi samotnými jedinci) (*Mueller-Paul et al., 2012a,b; Carazo et al., 2014*) a používají k ní funkčně homologické neurální struktury (*Northcutt, 2013*). Tato tvrzení však zatím nejsou jednoznačně doložena (*Wilkinson & Huber, 2012*).

Není jisté, zda plazi používají ke své navigaci orientaci podle několika distálních značek nebo jestli si jsou schopni vytvářet v paměti kognitivní mapy prostoru (*Baird Day et al., 2000; Pearce, 2008; Salas et al., 2003*). Jejich způsob navigace (používají stacionární značky i gradienty prostředí, které vzájemně kombinují) s určitostí potvrzuje používání pouze alothetické orientace (*Zug et al., 2013; Ellis-Quinn & Simon, 1991*). Tento typ orientace je založen na navigaci pomocí značek v prostoru (více v následující podkapitole).

Procesy navigace zejména u savců a ptáků byly dlouho zkoumány a nyní se práce již zaměřují na neurologické procesy během zapamatování si cesty, případně využívání různých typů kompasů během migrací na dlouhé trasy.

Typy prostorové orientace

Na začátku bych ráda vymezila různé typy prostorové orientace (podle *Bureš & Fenton, 2000; Stuchlík, 2003*). Prvním typem je geografická orientace, která se uplatňuje při pohybu zvířete na dlouhé zeměpisné vzdálenosti, např. dlouhé lety poštovních holubů nebo migrace mořských želv. Během tohoto typu navigace je často využívána kompasová navigace, zejména navigace podle magnetismu Země (více v kapitole Prostorová orientace pomocí kompasů, str.15).

Druhým hlavním typem je orientace topografická, která se uplatňuje při pohybu zvířat na kratší vzdálenosti po vlastním domovském okrsku nebo habitatu (například přesuny za potravou nebo k vyhledání partnera a rozmnožování). Většina druhů plazů se nepohybuje daleko od svého domovského okrsku. Důvodem je zejména zbytečný výdej energie k lokomoci (pokud není nutné se přesouvat za potravou, rozmnožováním apod.) a zvýšené riziko predace během pohybu v neznámém prostředí. Ve chvíli, kdy je pro tyto

druhy nutné se někam přesunout, využívají ke své orientaci alotheticou i idiotheticou navigaci (Zug *et al.*, 2013). I při tomto typu orientace na krátké vzdálenosti je však možné používat kompas, které jsou využívány jako doplňující informace pro alotheticou orientaci (na rozdíl od mořských druhů, které kompasovou navigaci využívají jako hlavní způsob orientace, Perry *et al.*, 1985).

Důležitými parametry navigace jsou lokace, vzdálenost, směr, úhly a vztahy pozorujícího subjektu a okolních objektů (Meilinger & Vosgerau, 2010; Klatzky, 1998).

Při navigaci idiotheticé se jedinec orientuje podle vlastních sensomotorických receptorů a rovnovážného ústrojí během samotného pohybu, zatímco při alotheticé navigaci je používáno k orientaci značek prostředí (Bureš & Fenton, 2000).

Alotheticá navigace je orientace pomocí několika stacionárních objektů, které nemění svou polohu, i když se jedinec pohybuje (značky). Důležitý je vztah mezi těmito značkami, jejich vzájemná lokace a poloha vzhledem k pozorujícímu jedinci. Velkou výhodou je schopnost orientovat se v prostoru i po ztrátě jedné nebo více značek (Klatzky, 1998). Zpravidla jsou jako značky označovány viditelné objekty, které nemění svou polohu (Jacobs & Schenk, 2003). Jednodušším typem alotheticé navigace je „cue learning“, tedy orientace podle jedné hlavní značky v prostoru. Zvíře po zakrytí nebo odstranění této značky již není schopno cíl nalézt (López *et al.*, 2000 u želvy *Trachemys scripta*).

Orientace může být také rozdělována na egocentrickou a exocentrickou. Egocentrická orientace je založena na vektorech specifikujících vzdálenost objektů a vlastní pozici hlavy a těla – je neustále kalibrována pozicí cíle a pozicí zvířete pomocí alotheticého a idiotheticého typu orientace, případně s využitím kompasové navigace. Při idiocentrické navigaci (idiotheticá orientace v egocentrickém rámci) jsou hlavní směr, osa a vzdálenost vlastního těla (nebo jeho částí) k určitému bodu v prostoru, díky které je zvíře schopno odhadnout, jestli je například kořist dosažitelně vzdálená (centrem vyhodnocovaného prostoru je samotný jedinec). Během pohybu jsou tyto informace rychle aktualizovány, aby byly stále přesné (Klatzky, 1998). Oproti tomu exocentricky se zvíře orientuje podle pozice, vlastností a vzdáleností značek, když se nachází přímo v cíli (posuzuje posun aktuálních pozic značek vůči jejich pozici podle paměťové stopy) (Benhamou & Poucet, 1995).

Celkově se idiothetická a alothetická navigace mohou vzájemně prolínat a jedinec může využívat obě varianty. Celá orientace se skládá z několika částí – rekognice prostoru, orientace sebe sama v prostoru a aktualizace prostoru během pohybu. Vztahy mezi objekty mohou být následně zpracovány pomocí obou typů navigace (Meilinger & Vosgerau, 2010).

Trasová navigace a kognitivní mapa

Komplexněji lze pak navigaci pojmout jejím rozdělením na trasovou navigaci a tvorbu kognitivní mapy prostředí (Etienne & Jeffery, 2004; Stuchlík, 2003).

Při trasové navigaci se zvířata orientují podle značek jedné trasy, které jsou v podstatě malými cíli předcházejícími dosažení hlavního cíle cesty a určují následující akci (například strom, u kterého se má zvíře otočit, pokračovat vlevo apod.). Tato orientace je však značně neflexibilní a funguje jen pro jedinou trasu, ale zvíře se jí snadno a rychle učí. Zároveň je nutné, aby značky trasy byly všechny a v nezměněném pořadí. Tento typ orientace je tedy vhodný pouze k navigaci ve stálém prostředí.

Vnímání jednotlivých značek je zprostředkováno alothetickou navigací, která kóduje jejich pozici. Podle teorie geometrického modulu (Cheng, 1986) zvířata nerozeznávají geometrický obrazec tvořený těmito značkami (trojúhelník, čtverec atd.), ale pouze jejich vzájemné vlastnosti (např. vzdálenosti). Mozek přitom vnímá prostor jen pomocí těchto geometrických vztahů a ty negeometrické ignoruje.

Druhým komplexním typem je navigace podle kognitivní mapy – cíl je skrytý a zvíře musí uvažovat, jak ho dosáhnout. Tato mapa je vytvářena pomocí specifických orientačních bodů a je značně flexibilní (chybějící značka není překážkou k navigaci do cíle). Kognitivní mapa je utvářena jak alothetickou, tak idiothetickou informací o prostoru a rychlost jejího učení je pomalejší, než je tomu u trasové navigace.

Schopnost tvorby kognitivních map je velmi diskutována, zatímco někteří autoři se o tuto teorii zasazují (Jacobs, 2003; McNaughton et al., 2006), jiní tvrdí, že se takto zvířata neorientují (Bennett, 1996; Whishaw, 1991; Grieves & Dudchenko, 2013). Kognitivní mapa se často zkoumá pomocí schopnosti tvorby zkratky k cíli – pokud si zvíře prostor uvědomuje jako mapu, je schopné vytvořit novou krátkou trasu, která ho dovede ke známému cíli, a to aniž by tuto trasu předtím použilo. Zároveň je zvíře také schopno obcházet překážky. Tento způsob možné orientace je tedy velmi pružný a umožňuje zvířeti

chápat prostor jako celek a ne jen jako souhrn značek pro jednu trasu. Odpůrci ale tvrdí, že vytváření zkratk může záviset i na jednodušším mechanismu, např. na jediné značce, která je se samotným cílem asociována („cue learning“). Pokud je tato značka viditelná z pozice, na které se zvíře nachází, pak k ní míří nejkratší cestou a nemusí si proto nutně vytvářet kognitivní mapu prostředí.

Teorie vytváření kognitivní mapy, „Parallel map theory“ (*Jacobs, 2003; Jacobs & Schenk, 2003*), tvrdí, že během jejího vytváření zvíře postupuje od orientace hierarchicky jednodušší k orientaci složitější. Zvířata jsou schopna se orientovat podle dvou nezávislých navigačních rámců („bearing“ a „sketch“ mapa) a také je kombinovat do podoby integrované (kognitivní) mapy. „Bearing“ mapa se zpracovává z informací o jednotlivých stimulech (např. vzdálenostech) vztažených k jedné distální značce (u savců probíhají tyto procesy v gyrus dentatus, u plazů v mediálním cortexu). „Sketch“ mapa je oproti tomu složená z informací o poloze mnoha značek, které jsou v blízké vzdálenosti (neurobiologicky je zpracovávána u savců hippocampem, u plazů mediálním cortexem). Kognitivní mapa poté v sobě integruje oba tyto typy jednodušších map a tím získává jedinec ucelený přehled o prostoru, ve kterém se nachází. Zároveň jsou informace z „bearing“ a „sketch“ mapy kombinovány a údaje o prostoru mohou být nahrazeny z druhého typu jednodušší mapy (například při lézi). Zvíře je tedy schopné se v prostoru navigovat i poté, co jsou mu poziční značky nebo gradienty odebrány. U plazů je ovšem zřejmě méně oblastí, které by po poškození mediálního cortexu převzaly některé z jeho funkcí a částečně ho při orientaci nahradily (*Day et al., 2001*).

Informace z trasové navigace i kognitivní mapy mohou být také provázány a kombinovány pomocí vnitro (blízkých) a mimoarénových (vzdálených) značek (v laboratorních testech). Tyto navigační rámce jsou v podstatě srovnatelné s „bearing“ (mimoarénové, vzdálené značky) a „sketch“ (vnitroarénové, blízké značky) mapou.

V laboratorním prostředí, kde se využívají různé ohraničené arény a bludiště, jsou zvířata schopna se orientovat pomocí různých navigačních rámců, vnitroarénových a mimoarénových značek (*Petrásek et al., 2009*). Visuální vnímání těchto značek je zároveň omezeno schopností zvířete pohybovat hlavou a na značky dohlédnout. Značky v prostoru si zvíře zapamatuje zvlášť vzhledem k aréně a vzhledem k místnosti, dokonce jsou i uloženy i jako paměťové stopy nezávisle na sobě. Oba dva navigační rámce jsou kombinovány a případně použity podobně jako kognitivní mapa.

Koncept rozdílného zpracování vnitroarénových a mimoarénových ukazatelů se využívá v úloze tzv. „aktivního vyhýbání se místu“. Během aktivního vyhýbání se místu se zvíře pohybuje v kruhové aréně, ve které je definován aversivní sektor a při vstupu do této části dostane elektrický šok. Aréna zároveň rotuje, zvíře tedy musí rozpoznat tento aversivní sektor a aktivně se pohybovat, aby nebylo samotnou rotací do sektoru pasivně přemístěno. Zakázaný sektor je při nepohyblivé aréně definován značkami vnitroarénovými i mimoarénovými, při rotaci arény může být sektor definován vnitroarénovými značkami (při rotaci je stabilní vůči aréně) nebo mimoarénovými (při rotaci arény je stabilní vůči místnosti). Testovaný živočich tak musí nejen využívat jeden rámec pro orientaci, ale zároveň potlačovat informace přicházející z druhého prostorového rámce. Této distorze mezi prostorovými rámci se využívá například při testování animálních modelů schizofrenie. Tento typ pokusu je také vhodný k testování navigace na malém prostoru a zároveň při něm lze používat přístroje pro elektrofyziologické zaznamenávání mozkové aktivity (na rozdíl od testu v MWM) (Bureš *et al.*, 1998).

Test v Morrisově vodním bludišti byl vyvinut pro testování prostorové orientace u hlodavců (Morris, 1984). Tento test probíhá v aréně naplněné zakalenou vodou a se skrytým ostrůvkem (pod hladinou vody). Zvíře se po vložení do arény orientuje podle značek prostředí a s postupem sezení si upevňuje paměťovou stopu pozice ostrůvku. Dále se pomocí posuvu arény nebo jiných manipulací studuje vnímání a používání různých navigačních rámců a také rychlost prostorového učení.

Jedním z dalších pokusů testujícím používání vnitroarénových značek bylo vypouštění pískomilů *Meriones unguiculatus* v kruhové aréně (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980). Během testu byla mláďata vyjmuta z hnízda a rozmístěna po aréně. Matka byla silně motivována mláďata odnést zpět do hnízda. Při otáčení arény (v jejímž středu byla miska se samicí) stejnou rychlostí samice nacházela lokaci hnízda velmi přesně. Pokud byla ale rychlost otáčení během pokusu měněna, samice byla dezorientovaná (neustálý nepředvídatelný posun pozice mimoarénových značek) a hledala hnízdo na místě, na kterém by bylo při stále stejné rychlosti rotace. Pískomilové jsou tedy schopni se navigovat i v prostoru s měnícími se mimoarénovými značkami - jsou schopni posun značek předvídat, pokud je tento posun konstantní.

Pokusů s vymezením používání vnitro a mimoarénových značek na plazech není bohužel takové množství jako u savců. Tyto navigační rámce byly například zkoumány

u ještěrky *Timon lepidus*, u kterých bylo prokázána schopnost se orientovat a úspěšně se navigovat v komplexním radiálním osmiramenném bludišti (Mueller-Paul et al., 2012b). Jejich orientace zřejmě spočívala v zapamatování si mimoarénových značek. Tento závěr podporuje tvrzení, že tento druh má podobně velký rozsah pohybu hlavou (a tím i viditelnosti do okolí) jako želvy *Chelonoidis carbonarius* použité ve stejném typu testu (Mueller-Paul et al., 2012a). Tento druh želvy je schopen používat nejméně dvě strategie dosažení cíle a podle podmínek prostředí mezi nimi vybírat. V případě dobré viditelnosti želvy používaly mimoarénové značky, při jejich eliminaci se uchýlily ke stereotypnímu způsobu navigace - vcházení pouze do určitých koridorů bludiště (do každého druhého) a případné nalezení cíle tak bylo náhodné. Je tedy pravděpodobné, že základ orientace spočívá v kódování prostoru pomocí mimoarénových vzdálených značek a jen při jejich nestálosti nebo při jejich eliminaci se zvířata uchylují k navigaci pomocí vnitroarénových značek.

Prostorová orientace pomocí kompasů

Ač u gekončků nebyla zatím zjištěna žádná kompasová navigace (a tato práce se jejím případným využitím nezabývá), myslím, že je důležité uvést alespoň krátkou kapitulu o využívání kompasové navigace jinými druhy.

U plazů je navíc zvláštností používání kompasové navigace i na krátké vzdálenosti (např. při pohybu po domovském okrsku), během kterých různé gradienty pomáhají zvířeti navigovat a jsou doplňkem k alothetické navigaci (Zug et al., 2013). Vzhledem k tomu, že je kompasová navigace u příbuzných druhů prokázána (např. *Podarcis siculus*, Beltrami et al., 2010; *Sceloporus jarrovi*, Ellis-Quinn & Simon 1991; *Tiliqua rugosa*, Zug et al., 2013), lze ji předpokládat i u gekončíka.

Při orientaci pomocí kompasů (u terestriálních druhů plazů doplňujícím hlavní orientaci) získávají jedinci další informace o své poloze a cíli podle polarizovaného světla, geomagnetismu, polohy Slunce, Měsíce a jiných těles.

Typy kompasů mohou být navzájem doplňovány a zvíře tak může kombinovat jednotlivé informace a lépe kalibrovat svou trasu. Například holubi *Columbia livia* většinu času využívají sluneční kompas, ale při zatažené obloze je pro navigaci nezbytný magnetický kompas. Podobně i tažní ptáci využívají sluneční kompas přes den, hvězdný

přes noc a magnetický slouží k přesnější kalibraci informace z obou těchto typů (Bingman et al., 2006).

U kompasové navigace pomocí polarizovaného světla je důležitým vnímaným faktorem tento gradient vydávaný nebo odražený objekty. Pro zvířata s vyvinutým parietálním okem je tento typ navigace zřejmě velmi důležitý – při jeho zakrytí barvou byla zvířata silně dezorientovaná (Ellis-Quinn & Simon 1991 u ještěra *Sceloporus jarrovi*). Parietální orgán je fotoreceptivní a spojený s pineálním komplexem v mozku. Dalšími druhy, u kterých je tento typ navigace prokázán i na malé vzdálenosti, jsou mimo jiné i želva *Trachemys scripta* a scink *Tiliqua rugosa* (Zug et al., 2013).

Sluneční kompas byl prokázán u ještěrky *Podarcis siculus* (Foà et al., 2009). Během testování v MWM se tato ještěrka orientovala podle slunečního kompasu, a to ve spojitosti s časem a aktuální polohou Slunce. Ještěrky se takto orientovaly pomocí parietálního orgánu, který je pro tuto orientaci nezbytný.

Při kompasové navigaci pomocí magnetického pole Země se jedinec orientuje podle intenzity a inklinace tohoto pole (Phillips et al., 2006; Perry et al., 1985). Významným rysem tohoto typu je, že magnetické pole je všudypřítomné a rozpoznatelné v jakémkoli čase. Velmi často je tato navigace využívána jako hlavní typ orientace mořskými druhy, u kterých by byla navigace pomocí značek bezpředmětná z důvodu rychle se měnícího prostředí. Geomagnetické pole je jen mírně ovlivňováno ročním obdobím a počasím a zvířeti poskytuje dva typy informací. Prvním typem je jednodušší typ navigace, podle níž dokáže zvíře držet přímý směr (například na sever nebo na jih). Samotná informace ale může být deformována například mořskými nebo větrnými proudy. Vyřešit tuto skutečnost pomáhá druhý typ informace z geomagnetického pole, informace o vlastní geografické poloze zvířete. Pomocí tohoto způsobu navigace je zvíře schopné svou trasu kalibrovat a dorazit do správného cíle, podobně jako lidé při využití systému GPS. Využívání těchto informací o poloze se občas nazývá magnetickou mapou. Ta může být vrozená, naučená, jednoduchá i složitější a její typ je plně závislý na potřebách zvířete (Lohmann et al., 2007). Typicky tohoto typu kompasové navigace využívají mořské druhy – u plazů jsou to mořští hadi, krokodýli a želvy (Perry et al., 1985).

Nejprostudovanějším druhem, který zcela určitě využívá různé typy kompasů k navigování, jsou mořské želvy *Caretta caretta*. Světelné podmínky (východ a západ Slunce) a jejich poloha jsou důležité při vylíhnutí želv k jejich okamžité orientaci. Jedinci

vystavení silnému polarizovanému světlu z východního směru se ve tmě orientují východním směrem a naopak (Lohmann & Lohmann, 1994). Zároveň využívají i informaci z geomagnetického pole a v moři se orientují podle něj (Lohmann et al., 2007).

Mláďata této želvy již také reagují na geomagnetické pole a aktivně se vyhýbají místům, která jsou pro ně nebezpečná (studená voda nebo lokace, na kterých je riziko posunutí celkové trasy), a která jsou vnímána pomocí kompasu. Navigační magnetická mapa želv je tedy utvářena souhrou dynamiky oceánu a geomagnetického pole (Putman et al., 2015).

Jiné mořské želvy využívající kompasovou navigaci jsou *Dermochelys coriacea*, které migrují tisíce kilometrů mezi zimovišti, krmnými a rozmnožovacími areály. Dospělé želvy tohoto druhu jsou schopné najít původní hnízdiště i po několika letech. Migrační okruhy jednotlivců byly během pozorování Dodge et al., 2015 konzistentní a všechna pozorovaná zvířata se signifikantně orientovala na jihovýchod. Adultní jedinci byli oproti subadultům v navigaci přesnější a jejich trasa se méně vychylovala. Vzhledem k přímému směru, který všechny želvy dodržovaly, je magnetický kompas nejspíše hlavním typem navigace tohoto druhu.

Různé typy kompasů jsou často využívány i u obojživelníků. Ocasatí obojživelníci jako svůj hlavní navigační systém používají zejména kompas využívající polarizované světlo a magnetické pole Země (Zug et al., 2013; Perry et al., 1985). Testy u čolků *Notophthalmus viridescens* prokázaly, že i tento druh používá jako jednu ze složek k získání informace o geografické poloze jedince v prostoru geomagnetického pole a jeho inklinaci k povrchu (Phillips et al., 2002). Ale informace, jestli vnímají a orientují se i podle intenzity tohoto pole zatím nebyla potvrzena (Phillips et al., 2001).

Plazi jsou tedy schopni používat vedle alothetické orientace i různé kompas jako doplňkovou informaci o své poloze a směru (případně kompas využít jako hlavní typ navigace). Kompasová navigace je tedy případnou složkou orientace podle „Parallel map theory“ nazvanou jako „bearing“ mapa, zatímco „sketch“ mapu plaz získává z topografických informací o značkách v okolí. Je tedy možné, že kombinací těchto dvou map si plazi mohou vytvářet kognitivní mapu.

Paměť a homologie mozku savců, ptáků a plazů

Pro lokální navigaci je důležitá prostorová paměť jedince, která pomocí různých mechanismů kóduje pozici cíle (*Benhamou & Poucet, 1995; Stuchlík, 2004*).

U lidí se dlouhodobá paměť dělí do dvou hlavních kategorií. Implicitní typ slouží k zapamatování dovedností a zahrnuje paměť neasociativní (reflexy), klasické podmiňování, procedurální paměť (pohybové dovednosti) a senzibilizaci. Explicitní typ oproti tomu zastává fakta, vzpomínky a emoce. Zahrnuje paměť sémantickou (samotná fakta bez kontextu), epizodickou (informace svázané i s emocemi, časovým údajem a podobně) a familiární (vybavení známého podnětu, ale bez kontextu, například náhodné setkání s člověkem, kterého známe, ale nedokážeme si jej zařadit) (*Squire & Zola-Morgan, 1991*).

U zvířat je paměť většinou rozdělována jen na krátkodobou a dlouhodobou, případně na paměť podobnou epizodické („episodic-like memory“) zprostředkovanou u savců hippocampem (*Morris, 2001*).

Na tomto místě nastíním základní homologie savčího, ptačího a plazího mozku k porovnání podobností určitých struktur důležitých pro prostorovou paměť. U savců je pro explicitní typ paměti nutné mít funkční hippocampální komplex a mediální části temporální laloku. Implicitní typ paměti je vývojově starší a jeho funkce jsou závislé na parietální kůře a basálních gangliích (*Moscovitch et al., 2005*).

U ptáků je hippocampální komplex důležitý k ukládání informací do epizodické paměti, ve které se kódují prožité události a jejich prostorový kontext (explicitní typ paměti) (*Salwiczek et al., 2010*). Pokusy na sýkorách *Parus palustris* a *Parus caeruleus* bylo potvrzeno, že ptáci, kteří si potravu přirozeně ukrývají, mají větší hippocampální komplex. Zároveň byl tento komplex větší u dospělců, kteří již potravu aktivně ukrývali a poté vyhledávali, než u mláďat bez těchto zkušeností (*Clayton, 1995*).

Ptačí a savčí hippocampus jsou funkčně homologické struktury a obě dvě jsou důležité pro prostorové a kognitivní procesy (*Colombo & Broadbent, 2000*). Ilustrace srovnávající jejich polohu v mozku je na obrázku č.1, str.20. Morfologie ptačího a savčího hippocampu jsou ovšem rozdílné. Ptačí dorsolaterální část hippocampu je nejspíše homologická k savčímu subiculu a dorsomediální část je nejspíše ekvivalentní ke *gyrus dentatus* (*Székelly, 1999*).

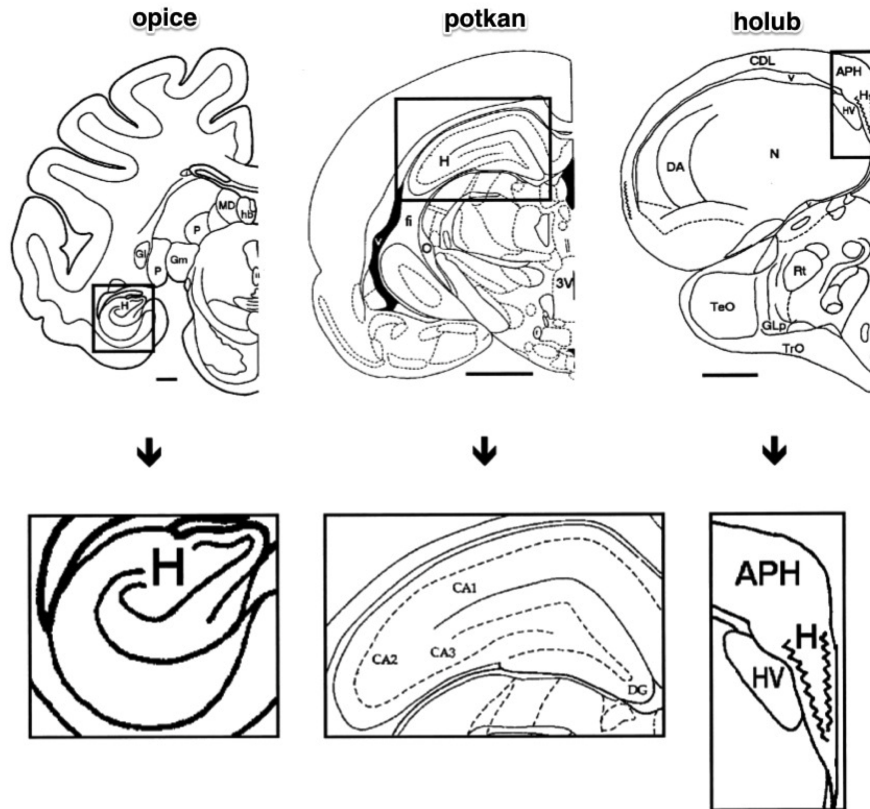
Vývoj hippocampu v ptačím a savčím mozku a jejich homologie lze posuzovat podle dvou hypotéz. Podle klasické hypotézy („nuclear-to-layered“, zaměřené spíše na podobnost struktur) je homologické ptačí hyperstriatum, neostriatum a paleostriatum a savčí striatum, a zároveň ptačí archicortex a savčí neocortex (savčí hippocampus je homologický k ptačímu archicortexu). Podle moderní hypotézy („nuclear-to-claustrum/amygdala“, zaměřené na funkci) je ptačí nidopallium, hyperpallium a arcopallium homologické k savčímu cortexu, a ptačí striatum k savčímu striatu a amygdale (savčí hippocampus je homologický k ptačímu hippocampu v hyperpalliu) (Jarvis et al., 2005). Ilustračně jsou tyto teorie zobrazené na obrázku č.2, str.21.

U plazů je pro učení a uchování paměti důležitá část telencephalonu - mediální a dorsální cortex. Dorsální cortex je silně propojen s cholinergními buňkami v telencephalonu (*nucleus basalis*), podobně jako neocortex u savců. Savčí neocortex je tedy podobný plazímu cortexu. Tyto cholinergní buňky přijímají u savců signály z *nucleus accumbens*, případně z oblasti striata (u plazů jsou obě tyto oblasti funkčně homologní k „area D“) (Kesner & Olton, 2014; Petrillo et al., 1994). Mediální cortex se funkcí více podobá hippocampu (esenciální pro orientaci u savců), zatímco dorsální cortex se více podobá savčímu entorhinálnímu cortexu (referenční paměť značek a obecně proces učení) a subiculu (Day et al., 2001).

Hlavním integračním centrem v plazím mozku je oblast DVR, která zpracovává sensorické, vizuální a akustické vjemy a je někdy nazývána „plazí amygdalou“ (Aboitiz et al., 2002). Je nejspíše homologická k ptačímu hyperstriatum ventrale, neostriatu a ectostriatu a ke savčímu laterálnímu neocortexu. Plazí dorsální hemisféra je homologická k ptačí (oblast Wulst), obě přijímají somatosensorické a vizuální projekce. Zároveň je dorsální cortex plazů zřejmě funkčně podobný savčímu primárnímu vizuálnímu cortexu (Montiel et al., 2016; Aboitiz, 2010).

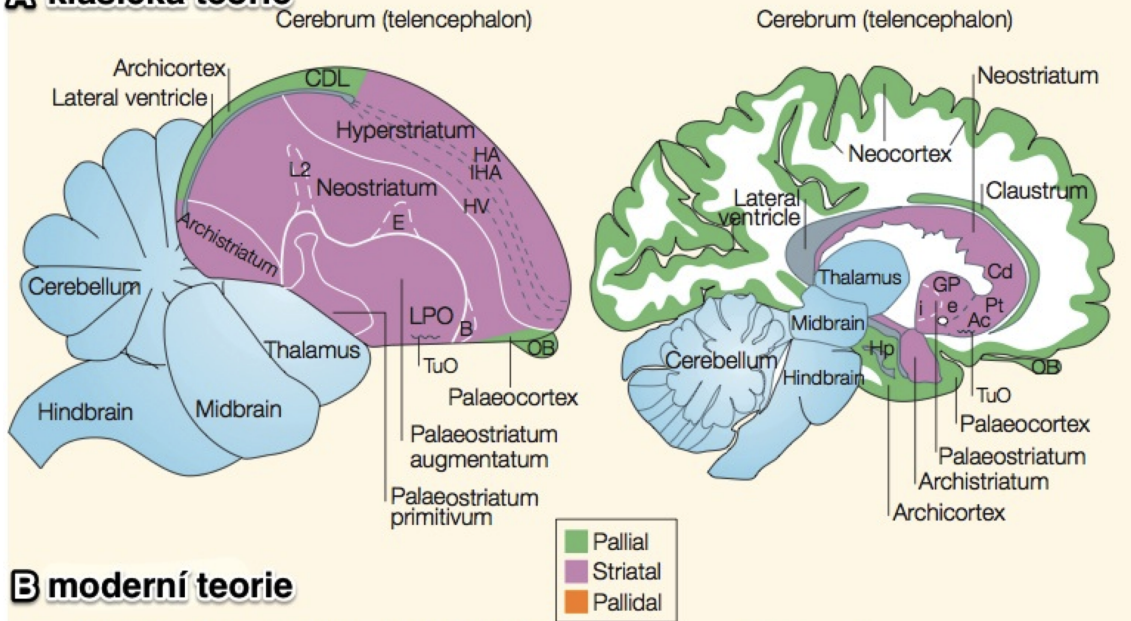
U plazů a ptáků vedou některé sensorické dráhy do ventrálního a jiné do dorsálního pallia, u savců končí sensorické dráhy jen v dorsálním palliu. Mediální, dorsální a olfaktorický cortex jsou u plazů velmi silně spojeny. Tyto struktury mají také velkou roli v prostorové orientaci, zřejmě navigují i pomocí nestacionárních značek (například pach). Tento okruh je velmi podobný savčímu (dorsální cortex, hippocampus a olfaktorický cortex). Vizuální vjemy zřejmě jen pomáhají mapu prostoru lépe a přesněji určit (Aboitiz et al., 2002).

Srovnání plazích, ptačích a savčích struktur je vyobrazeno na obrázku č.3, str.22, funkčně homologické struktury savčího a plazího mozku jsou vyobrazeny na obrázku č.4, str.22.

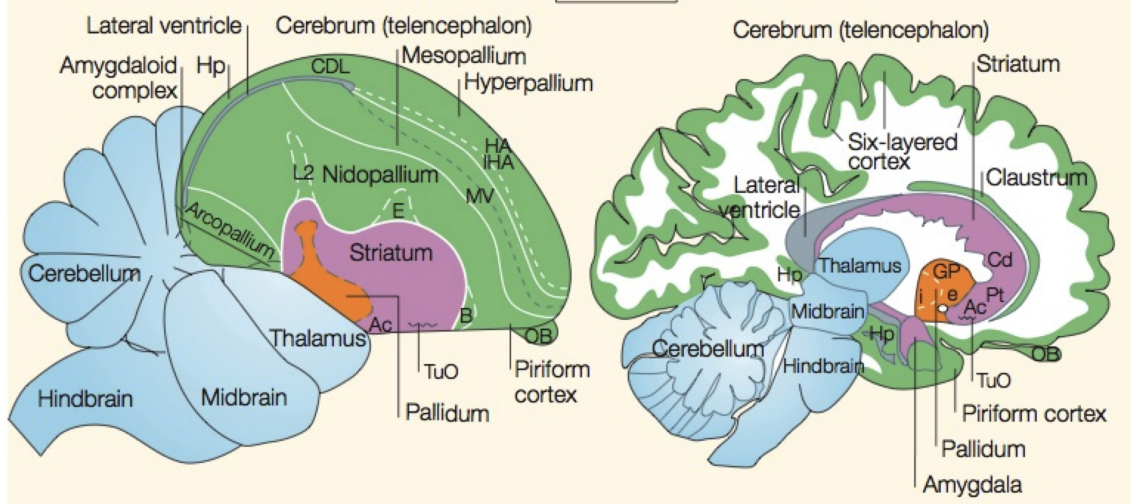


Obr.č.1. Koronární řezy zobrazující pozici hippocampu u opice (vlevo), potkana (uprostřed) a holuba (vpravo) a zvětšené ilustrace těchto oblastí. Ilustrace nejsou v totožném poměru, měřítko pod obrázkem mozku reprezentuje délku 2 mm. Použité zkratky: parahippocampální oblast (APH), oblast CA1 hippocampu (CA1), oblast CA2 hippocampu (CA2), oblast CA3 hippocampu (CA3), oblast *corticoidea dorsolateralis* (CDL), *tractus archistriatalis dorsalis* (DA), *gyrus dentatus* (DG), hippocampální fimbria (fi), laterální *nucleus geniculate* (Gl), laterální *nucleus geniculatus, pars dorsalis principalis* (Glp), mediální *nucleus geniculate* (Gm), habenuární komplex (hb), hippocampus (H), hyperstriatum ventrale (H), *dorsomedial nucleus* (MD), neostriatum (N), optický trakt (O), pulvinární oblast (P), *nucleus rotundus* (Rt), *tectum opticum* (TeO), *tractus opticus* (TrO), mozková komora (V), třetí mozková komora (3V). Převzato a upraveno z Colombo & Broadbent, 2000.

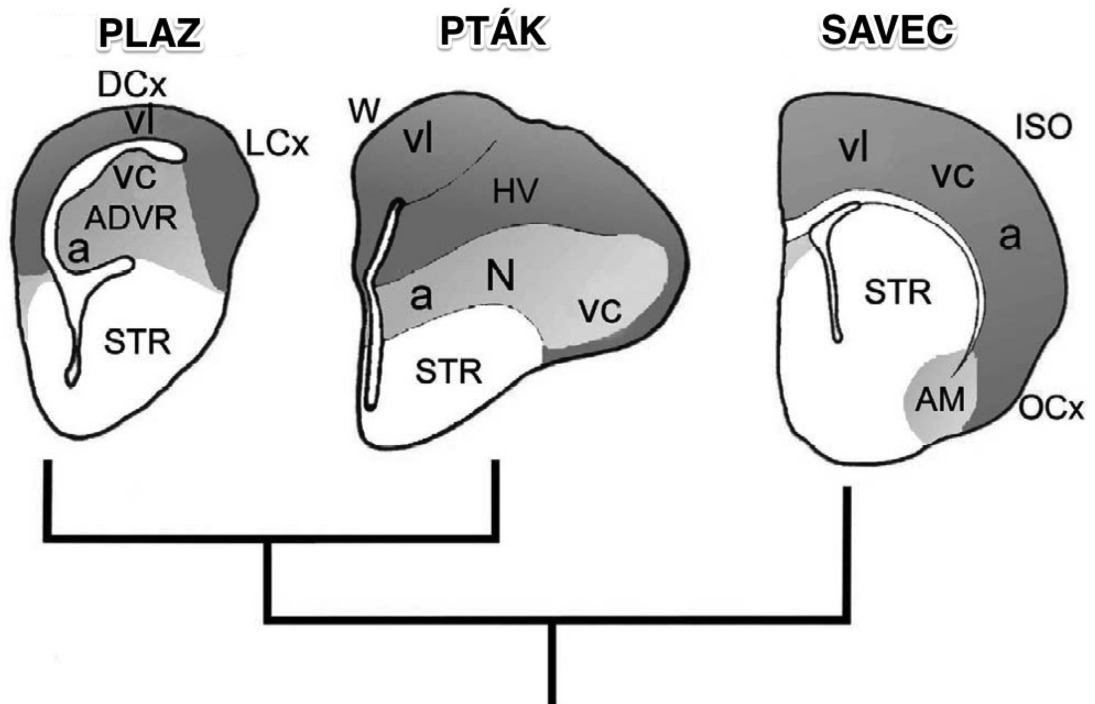
A klasická teorie



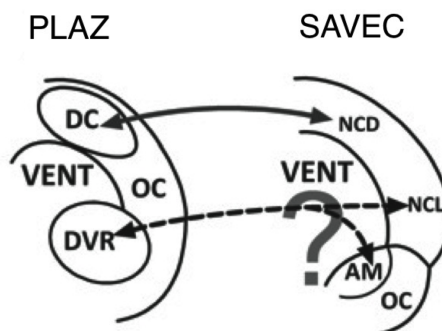
B moderní teorie



Obr.č.2. Klasická (A) a moderní (B) teorie homologií ptačího (vlevo) a lidského (vpravo) mozku. Stejnou barvou jsou označeny homologické struktury. Použité zkratky obrázku klasické teorie - *nucleus accumbens* (Ac), *nucleus basalis* (B), *nucleus caudatus* (CD), dorsální laterální corticoidní oblast (CDL), *ectostriatum* (E), *globus pallidus* (GP, i – interní, e - externí), *hyperstriatum accessorium* (HA), *hyperstriatum ventrale* (HV), *hyperstriatum accessorium* (IHA), *oblast L2* (L2), *lobus parolfactorius* (LPO), *bulbus olfactorius* (OB), *putamen* (Pt), *tuberculum olfactorium* (TuO); na obrázku moderní teorie - *entopallium* (E), *basorostralis* (B), *hyperpallium apicale* (HA), *hippocampus* (Hp), *hyperpallium apicale* (IHA), *mesopallium ventrale* (MV). Názvy v angličtině: midbrain (mesencephalon), hindbrain (rhombencephalon), six-layered cortex (šestivrstvý cortex), lateral ventricle (laterální komory). Převzato a upraveno z *Jarvis et al., 2005*.



Obr.č.3. Řezy hemisférou plaza, ptáka a savce (mediální část vlevo) vyznačující homologické struktury. Tmavě šedou barvou je vyznačena oblast pallia (u ptáků včetně oblasti Wulst [W] a hyperstriata ventrale [HV]), světle šedou pak oblast ventrálního pallia (u plazů včetně anteriorního dorsal ventricular ridge [ADVR], u ptáků včetně neostriata [N] a u savců včetně laterobasální amygdaly a ventrálního claustra [AM]). Bíle je označeno subpallium (včetně *corpus striatum* [STR] u všech skupin). Dále jsou vyznačeny dráhy auditorní (a), vizuální colliculární (vc) a lemniscální (vl), dorsální cortex (DCx), laterální cortex (LCx), isocortex (ISO), olfaktorňí cortex (OCx). Převzato a upraveno z Aboitiz et al., 2002.



Obr.č.4. Srovnání částí plazího a savčího mozku. Dorsální cortex plaza (DC) pochází z embryonického dorsálního pallia, stejně jako savčí neocortex a má podobná spojení jako u dorsálního neocortexu (NCD, primární vizuální a somatosensorická oblast). Nejednoznačná je homologie plazího dorsal ventricular ridge (DVR) k savčímu laterálnímu neocortexu (NCL, auditorní a vizuální oblasti) nebo ke claustroamygdálnímu komplexu (AM). Mozkové komory (VENT), olfaktorňí komplex (OC). Převzato z Aboitiz, 2010.

Neurobiologie prostorové paměti

Prostorová paměť je druhem explicitní paměti a u savců je pro ní klíčovou oblastí hippocampus, mediální části temporální laloku a zřejmě i parietální cortex a amygdala (Day et al., 2001; Stuchlík, 2003). Tato paměť se skládá z mnoha typů informací, které jsou i emocionálně zabarvené a pomáhají při idiotheticke i alotheticke navigaci. Jsou nazývány jako schématické prostorové vzpomínky (například vzhled budovy, kolem které vedla předchozí trasa). U lidí se navíc uplatňuje i vnímání lineárního času, který pomáhá vzpomínku časoprostorově zařadit a tím vzniká základ paměťové epizody (O'Keefe et al., 1998). Zároveň nezáleží, před jak dlouhou dobou byla informace získána, může zůstat uchována nejen v samotném hippocampu, ale i v mimohippocampálních strukturách. Paměťová stopa epizody je tedy vázána neurony hippocampu („place cells“, aktivované při pozici na konkrétním místě), neocortexu a zřejmě i diencephalu. Pokud je vzpomínka znovu vyvolána, pak se její trasa zesiluje (a případně může být jemně pozměněna) a její další vyvolání je rychlejší. Pokud je hippocampus poškozen, je možné tedy prostorovou vzpomínku vyvolat z neocortexu (Leggio et al., 2006; Moscovitch et al., 2005; O'Keefe et al., 1998).

Toto zjištění také podporuje teorii integrované kognitivní mapy („Parallel map theory“), která kombinuje informaci z dvou základních typů map („bearing“ a „sketch“ mapy) - chybějící informace mohou být vzájemně z map nahrazovány (Jacobs & Schenk, 2003). Pokusy v MWM ovšem ukázaly, že po lézi hippocampu byly sice laboratorní potkani (*Rattus norvegicus*) schopni nalézat ostrůvek a s postupem sezení svůj čas zlepšovat, ovšem latence nalezení ostrůvku byla vždy vyšší než u jedinců s nepoškozeným hippocampem (Morris et al., 1982).

Výpočet trasy a její rychlost je u savců závislá na informacích z entorhinální kůry limbického systému, kde se nacházejí „grid cells“. Tyto buňky vytvářejí trojúhelníkovou mřížku prostoru a tím v něm zprostředkují orientaci. Zároveň „grid cells“ nepotřebují k vytvoření mřížky vizuální kontext. Mezi „grid cells“ v entorhinální kůře a „place cells“ v hippocampu probíhá výměna informací a mapa prostoru se rychle aktualizuje podle nových vjemů (Moser et al., 2008; McNaughton et al., 2006).

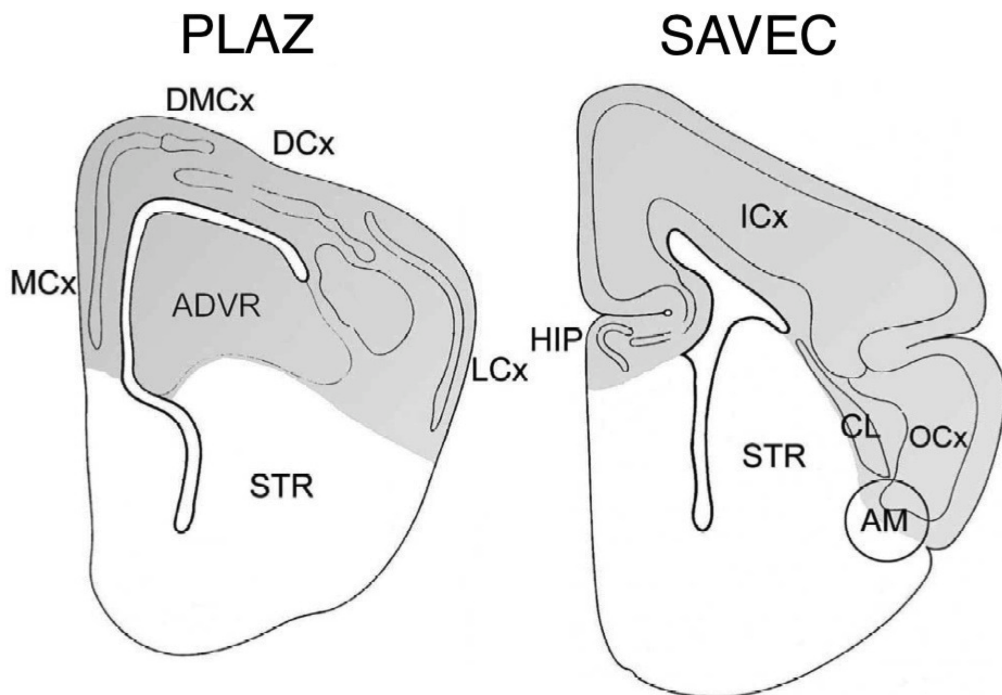
U savců se tedy objekt promítající na sítnici rychle převede na souřadnice, které se v parietální kůře a hippocampu transformují do souřadnicové mapy, díky které je možné

vzdálenosti a velikosti odhadnout. Tyto vzdálenosti, úhly a vektory jsou uloženy v dlouhodobé paměti (Meilinger & Vosgerau, 2010; O'Keefe et al., 1998).

U plazů vstupují informace o okem sledovaném objektu do jader thalamu a odtud jsou převedeny do dorsálního cortexu (Kesner & Olton, 2014).

Pro prostorovou orientaci u ptáků je také důležitá funkce hippocampu, podobně jako u savců. Při topografické orientaci na kratší vzdálenosti si také mohou vytvářet kognitivní mapu prostředí (i při krátkých vzdálenostech využívají kompasů) (Bingman & Able, 2002). Léze hippocampu ovlivňuje u ptáků schopnost alothetické i kompasové navigace (Bingman & Jones, 1994).

U plazů se považuje za funkčně homologní k savčímu hippocampu mediální cortex a dorsomediální cortex. Homologické jsou pak také savčí neocortex a plazi oblast dorsálního cortexu a dorsal ventricular ridge (DVR) (Aboitiz, 1994; Aboitiz et al., 2002; zobrazeno na obrázku č.5). Funkčně však není zatím dostatečně prozkoumáno, zda jsou plazi schopni vytvářet kognitivní mapu prostoru a nakolik se jejich alothetická orientace pomocí značek podobá savčí (Baird Day et al., 2000).



Obr.č.5. Koronární řez mozkiem plaza a savce. Vyznačeny jsou anteriorní dorsal ventricular ridge (ADVR), amygdala (AM), claustrum (CL), dorsální cortex (Dcx), dorsomediální cortex (DCMx), hippocampus (HIP), neocortex (ICx), laterální cortex (LCx), mediální cortex (MCx), olfaktorňí cortex (OCx), striatum (STR). Převzato a upraveno z Aboitiz et al., 2002.

Testy u ještěra *Aspidoscelis inornata* prokázaly, že léze mediálního a dorsálního cortexu významně zpomalily zvířata v navigování se do cíle. Zároveň se zvířata po lézi navigovala pomocí alternativních strategií dosažení cíle, zřejmě se tedy oba cortexy podílejí na navigaci pomocí neprostorových značek (u zvířat s lézí mediálního cortexu nebyla nalezena žádná strategie založená na prostorových značkách, u neoperovaných zvířat a zvířat s lézí dorsálního cortexu byla pozorována tendence pohybovat se více směrem k cíli a v cílovém kvadrantu arény). Různá velikost těchto oblastí u jednotlivých druhů ale nebyla zárukou rozdílných výsledků v bludišťových testech.

Studie *Day et al., 2001* u stejného druhu také prokázala, že léze mediálního cortexu způsobily neschopnost zvířete osvojit si prostorovou navigační strategii. Zvířata hledala cíl jen stylem „pokus-omyl“ a prostorovou informaci se tedy neučila.

Podobným testem u želvy *Chrysemys picta* bylo zjištěno, že léze mediálního cortexu (který se považuje za funkčně homologní k savčímu hippocampu) byla velmi silně ovlivněna schopnost najít ve vodním bludišti cíl. Naopak orientace podle „cue learning“ (orientace podle jediné značky) po lézích nijak dotčena nebyla, zřejmě tedy závisí na jiném (nejspíš jednodušším) neurobiologickém mechanismu (*Rodríguez et al., 2002; López et al., 2003*). Avšak strategie dosažení cíle byla po lézi mediálního cortexu jiná, i když se bylo zvíře schopno znovu orientovat (s větším množstvím chyb a horším časem dosažení cíle). U zvířat, která byla předoperačně v testu úspěšná se výkonnost nezměnila, pokud se orientovala pomocí „cue learning“ navigace (*López et al., 2003* u želvy *Trachemys scripta*). Podobných výsledků jako plazi s lézí mediálního cortexu dosahovali ve vodním bludišti i potkani s lézí hippocampu, tyto struktury mají tedy zřejmě podobnou funkci (*Day et al., 2001*).

Lézemi cholinergních buněk telencephalonu (*nucleus basalis*) byly také negativně ovlivněny výsledky v bludišťovém testu u operovaných zvířat. Většina operovaných jedinců se naučila procházet bludištěm znovu, ale některá zvířata již vůbec nebyla schopna najít cestu k cíli (*Kesner & Olton, 2014; Petrillo et al., 1994*).

Také pro obojživelníky je pro prostorové učení důležitý cholinergní systém v telencephalonu a role tohoto systému je nejspíše stejná i u plazů, jejichž cholinergní systém je tomu u obojživelníků strukturálně velmi podobný. U žab *Lithobates pipiens* byl studován vliv anticholinergika na výkon v MWM. Žáby bez manipulace se naučily používat vnitroarénové značky a orientovaly se podle nich. Žáby, kterým bylo podáno

anticholinergikum (atropin sulfát), byly prokazatelně pomalejší v nalezení ostrůvku a tedy i v učení vnitroarénových značek (*Bilbo et al., 2000*).

Velikost oblastí dorsálního a mediálního cortexu by měla korelovat s druhovou strategií vyhledávání zdrojů, podobně jako u savců velikost hippocampu. Rozměry savčího hippocampu jsou zřejmě důsledkem lepší či horší prostorové orientace. Předpokládané výsledky tvrdily, že paještěrka *Acanthodactylus boskianus*, aktivní vyhledávač kořisti, bude mít oblast dorsálního a mediálního cortexu poměrově větší než příbuzná *Acanthodactylus scutellatus*, která je vyčkávajícím predátorem. V předchozích prostorových testech si oba druhy vedly stejně, rozdílné výsledky byly ale v diskriminačních testech (u savců závislé na funkčnosti hippocampu), kde byla *A. boskianus* signifikantně lepší. Výsledky potvrdily, že dorsální a mediální cortex jsou poměrově větší u aktivního vyhledávače kořisti (na rozdíl od jiných částí cortexu, které jsou velikostně podobné), který měl i lepší výsledky v diskriminačních testech (*Baird Day et al., 2000*).

Podobných výsledků dosáhli ve studii *Holding et al., 2012*. Hadi *Crotalus oreganus* byli rozděleni na tři skupiny, přičemž první skupina byla translokována zhruba o 200 metrů (translokovaná skupina), druhá byla translokována a navracena na místo odchyty (stresovaná skupina) a třetí skupina byla bez zásahů (kontrolní skupina). Velikost mediálního cortexu byla největší u translokovaných zvířat (u stresovaných hadů nebyla signifikantní změna velikosti k ostatním skupinám). Změny nebyly u žádné skupiny ve velikosti dorsálního a laterálního cortexu. Tato studie tedy také prokazuje spojitost s velikostí a neuroplasticitou mediálního cortexu a používání navigace.

Mediální cortex je u plazů tedy evidentně důležitý pro schopnost orientovat se v prostoru a možná i vytvářet jeho mapu, podobně jako hippocampus u savců.

Postoj a jeho korekce

Gekončík se v jeho přirozeném prostředí pohybuje po mnoha druzích substrátu (písek, kameny, bahno) a i ve vodě (*Seufer et al., 2005; Khan et al., 2012; Poch & Dever, 2003*). Jeho motorické schopnosti jsou tedy značně flexibilní a tento druh by měl být schopen dobře kompenzovat pohyby těla hlavou, aby měl neustále dobré vizuální vnímání okolí.

Viditelnost značek při pohybu ve volném prostoru (nebo v aréně) je přímo ovlivněná pohybovými schopnostmi zvířete. Pokud zvíře nedokáže zvednout při pohybu hlavu nad tělo a kompenzovat tak jeho aktivní pohyb, viditelnost mimoarénových i vnitroarénových značek je velmi omezena. Na schopnost kompenzace těchto tělních pohybů hlavou jsem se zaměřila právě k ověření, jestli jsou gekončící vůbec schopni grafické vnitroarénové (a případně i mimoarénové) značky vizuálně fixovat a používat k orientaci. Čím více zvíře při pohybu zvedá hlavu a kompenzuje pohyb těla, tím se zvyšují jeho možnosti rozhledu po okolí. Tedy, čím více hlavou kompenzuje, tím větší je pravděpodobnost, že vizuálně fixuje mimoarénové vzdálené značky.

I samotný postoj je důležitým vodítkem při analýze pohybu a orientace zvířete. Při postoji se uplatňuje gravitační síla, kterou tělo vyrovnává pomocí vizuálních a sensorimotorických procesů (zejména stimulů vizuálního systému a vestibulárního rovnovážného systému vnitřního ucha). Základním bodem pro správný postoj je tedy zdravý nervový systém, který informuje o poloze těla a dokáže ji případně korigovat pomocí korekčních pohybů (Horak, 2006).

Existují dva typy pohybu po substrátu u kvadrupedních zvířat – pomalá „kyvadlová“ chůze a rychlý „skákačijící“ běh, při kterém končetiny fungují jako pružiny (Farley & Ko, 1997).

Ve studii Mattingly & Jayne, 2005 byla použita zvířata *Anolis* čtyř druhů pro zjištění, jakým způsobem si vybírají dráhu při útěku před predátorem. Délka dráhy i její substrát a překážky ovlivňují rychlost útěku zvířete. V laboratorním testování byly zvířeti nabídnuté útekové koridory různých průměrů a poloh. Většina zvířat si při útěku vybrala širší koridory a se silně stoupajícím náklonem (až do v podstatě vertikálního směru). Úteková rychlost v těchto stoupajících koridorech byla vyšší. Během útěku se také zvířata neočekávaně zastavila, aby vizuálně zhodnotila prostor, ve kterém se nachází a rozhodla se případně pro jinou trasu. Pro tato zvířata je tedy při útěku před stresovým stimulem přirozený pohyb spíše po stoupajících trase a zároveň v širších prostorech.

Přirozený postoj těla je u živočichů pohybujících se po čtyřech končetinách dorsální stranou těla vzhůru. Nejdůležitějším bodem při pohybu po nakloněné plošině je hmotnost jedince a umístění jeho těžiště (které je oproti například lidem a ptákům umístěno blízko země a zhruba uprostřed těla při vyrovnaném povrchu). Pokud se zvíře pohybuje do kopce, působí proti gravitační síle nakláněním trupu k podložce nebo

substrátu (se zvyšujícím se stupněm náklonu je trup podložce blíže) a tím posouvá své těžiště. Naopak při náklonu dolů tlačí síla na přední končetiny (které působí jako jakési brzdy) a zvíře se od podložky trupem oddaluje. Čím má jedinec vyšší hmotnost, tím větší síla na něj působí. Při těchto pohybech se mění pozice celého těla i hlavy (*Birn-Jeffery & Higham, 2014*). Ilustrace působících sil při náklonech plošiny je na obrázku č.6, str.29.

Postojové korekce jsou takové pohyby, které při změně polohy jedince spontánně vyrovnávají pozici těla nebo hlavy nazpět do původní přirozené polohy. Uplatňují se při pohybu po rovině, při pohybu v nakloněné rovině a při pohybech podložky (*Beloozerova et al., 2003c; Deliagina et al., 2012*).

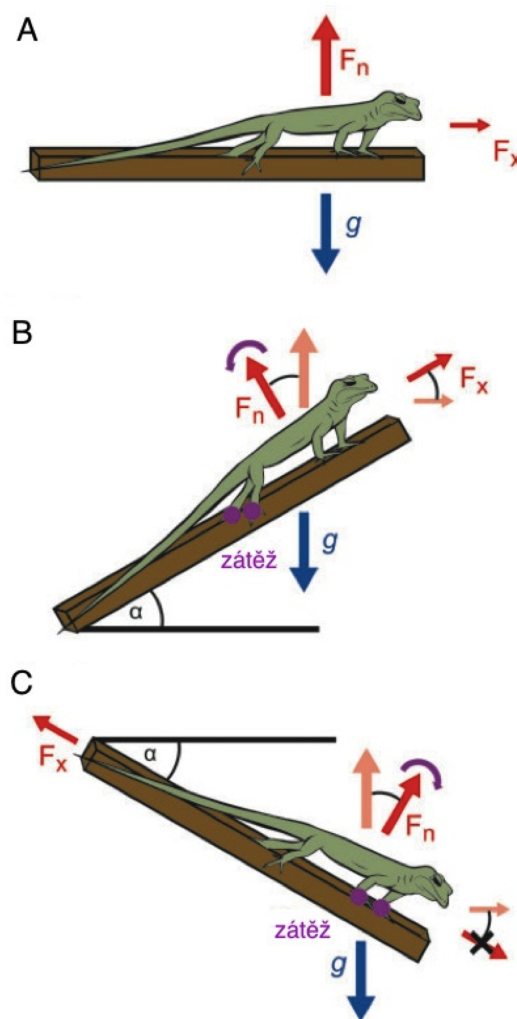
Hlavní teorie o vyrovnávání polohy těla a hlavy jsou koncept založený na kontrole pohybu (těžiště nebo osa těla jsou sensoricky vnímány, při vychýlení nastane korekce do původního postoje) a reflexní koncept (vnímání postoje je zprostředkováno několika reflexy, které se navzájem posilují nebo tlumí). Reflexní koncept je podpořen experimenty na měkkýších *Clione* a mihulích *Petromyzontiformes* – při odstranění labyrintu (pro mihule hlavní pomůcky pro určování polohy těla) byla zvířata absolutně dezorientovaná a neschopná se dostat do normálního postoje několik týdnů (*Beloozerova et al., 2003b; Deliagina et al., 2007*). Podobných výsledků jako u mihulí bylo dosaženo odstraněním vestibulární informace u holubů *Columba livia*. I u nich došlo po několika měsících k nápravě a zvířata byla opět schopna stabilizace těla (*Haque & Dickman, 2008*).

U ptáků se kompenzační pohyby hlavou projevují při terestriálním pohybu. Hlava křepelky *Coturnix coturnix* se flexí a extensí svalů flexibilního krku pohybuje vpřed a vzad tak, aby synchronizovaně kompenzovala pohyb trupu a pták tak měl stabilizované zorné pole. Tento reflex je zajišťován vizuálními vstupy (*Abourachid et al., 2011*).

U holubů *Columbia livia* byly také provedeny pokusy s měřením úhlu hlavy během stání, hřadování, chůze a letu (*Erichsen et al., 1989*). Během všech činností holub udržoval hlavu stabilně a vzpřímeně, přirozeně kompenzoval pohyb těla. Pohyb hlavy byl pozorován v rozsahu průměrně 25°.

U savců má změna pozice hlavy jen minimální vliv na aktivitu svalů končetin při postojové korekci na pohybujiící se podložce, protože pozice těžiště je zpravidla v trupu (*Barberini & Macpherson, 1998*).

Kompenzační pohyby lze pozorovat i na pohybu očních bulv během pohybu těla. Bylo prokázáno, že pohyb oka souvisí s kompenzačním pohybem hlavy (*Dieringer, 1987*). Tyto pohyby byly zaznamenány u plazů – pohyb oka během kompenzačních pohybů hlavou je u hadů v rozmezí 20-30°, u krokodýlů 50° a u hatérií až 60° a tyto pohyby jsou silně spojeny se signály z vestibulárního systému. Zároveň je síla kompenzace spojena i s tvarem zornice (druhy se svislými zornicemi lépe kompenzují) (*Heath et al., 1969*). U žab se také kompenzační pohyby měří pomocí sledování pohybu očí a celé hlavy (*Dieringer & Precht, 1982*). Podobné pokusy s pohybem očí byly provedeny i na rybách, kde byla také potvrzena spojitost s vestibulárním systémem a svaly oka během postojových korekcí (*Takabayashi et al., 2002*).



Obr.č.6. Nákresy pohybu plošiny a působících sil. Na obrázku A zvíře na rovině, na obrázku B zvíře na nakloněné rovině směrem vzhůru a na obrázku C zvíře na nakloněné plošině směrem dolů. F_n = reakční síla země, F_x = hnací síla (u obrázku C je tato síla opačná, brzdná), g = gravitace. Převzato a upraveno z *Birn-Jeffery & Higham, 2014*.

Neurobiologie postojových korekcí

Postoj je zcela podmíněn neurobiologickými mechanismy, tím je zejména svalový tonus a případné vyrovnávání pomocí předních a zadních končetin. Uplatňuje se zde u všech obratlovců mozkový kmen, mícha a sensorické odpovědi nervového systému, hlavně vestibulární reflex vnitřního ucha (který vytváří pohybové kompenzační odpovědi při pohybu hlavou) a cervikální reflexy (které upravují pozici hlavy pomocí krčních svalů) (*Beloozerova et al., 2003b; Xiang et al., 2008*).

Informace z basálních ganglií se spojují v mesencephalické lokomoční oblasti a její stimulace způsobí lokomoci jedince. Zároveň intenzita stimulu pozitivně koreluje s rychlostí pohybu. Mesencephalická lokomoční oblast je spojena s neurony v mozkovém kmeni, odkud vystupuje hlavní lokomoční cesta do míchy (*Grillner et al., 1997*).

Hlavní části důležitých postojových okruhů jsou umístěny v mozkovém kmeni, cerebellu a míše. Cerebellum je silně spojeno se svaly a ovlivňuje jejich napětí, ale je nejasné, zda neurony v cerebellu působí přímo korekčně nebo jen zprostředkují odpověď z míchy. Mícha má samostatný okruh, který přijímá informace z mechanoreceptorů a přímo ovlivňuje svalstvo a tím stabilizuje polohu těla. Druhý okruh je spojen s částmi mozku, kde se také přijímají signály z mechanoreceptorů, ale zároveň se zde zpracovává informace z vizuálních a vestibulárních systémů. Po zpracování je vyslán descendentní dráhou signál míše. Ta vyšle signál svalům ke korekčnímu pohybu (*Deliagina et al., 2007*). Silně se během vychýlení postoje a jeho napravení projevují descendentní dráhy kortikospinální a rubrospinální (*Deliagina et al., 2012*).

Pokus s laterální hemisekcí míchy způsobil testovaným králíkům (*Oryctolagus cuniculus f. domesticus*) obtíže, ale i tak byli schopni stát a rovnovážně se pohybovat, zřejmě má tedy menší roli v korekcích postoje. Dále se za důležitý považuje cortex, zejména neurony vrstvy 5 (interní pyramidová vrstva), které jsou aktivovány během korekcí, ale přesná role cortexu během pohybů je zatím nejistá (*Beloozerova et al., 2003b*). Dále je u terestriálních živočichů důležitá vizuální odpověď, a to zejména pro korekce pohybu hlavou (*Abourachid et al., 2011*). Pro postavení trupu jsou důležité odpovědi z Golgiho šlachových tělísek a svalových receptorů (*Deliagina et al., 2000; Deliagina & Orlovsky, 2002*).

Jiné studie na králících prokázaly, že pro pohyb hlavy a trupu vůči podložce jsou dva neurobiologické okruhy s vlastními sensorickými vstupy, které za určitých podmínek

pracují nezávisle (*Deliagina et al., 2000*). Tuto teorii podporuje i existence kloubních pletenců, které mají vlastní schopnost kontroly pohybu končetiny (*Deliagina et al., 2007*). Podle novějších výzkumů je pro pohyb kloubu končetiny klíčová mícha, zejména segment T12 (*Deliagina et al., 2012*).

Během lokomoce u králíka jsou silně aktivní descendentní neurony vrstvy 5 (CF5) a hlavně inhibiční interneurony (SIN), a to jak na rovném povrchu, tak i během pohybu v komplexnějším prostředí s bariérami (*Beloozerova et al., 2003a*). Stejně skupiny neuronů byly aktivní i při pokusu s naklánějící se plošinou a sledovanými postojovými korekcemi (*Beloozerova et al., 2003b*).

Postoj je u plazů zajišťován stejným mechanismem jako u savců – zejména mozkovým kmenem, cerebellem a prodlouženou míchou. Mediální cortex nehraje zřejmě v této oblasti vliv - léze mediálního cortexu u želv *Chrysemys picta* neměla vliv na jejich motorické schopnosti (*Grisham & Powers, 1989*).

Teorie asociačního učení

Vzhledem ke grafickým značkám, označujícím jednotlivé směry v MWM a sloužící jako vizuální vodítka k nalezení správného směru, je důležité porovnat schopnost gekončíků vnímat a efektivně si zapamatovat jednoduchou stacionární vizuální značku a asociovat si ji s určitým chováním. Plazi obecně jsou schopni se vizuální značky a jejich různé asociace naučit a používat (*Wilkinson & Huber, 2012; Gaalema, 2011; Leal & Powell, 2012*).

V této práci je diskutována úspěšnost během asociačního testu a úspěšnosti v MWM. Za předpokladu, že gekončiči na grafické vnitroarénové značky vidí a používají je k orientaci, je jejich rychlost asociace důležitým prvkem, který ovlivňuje jejich výkon v MWM.

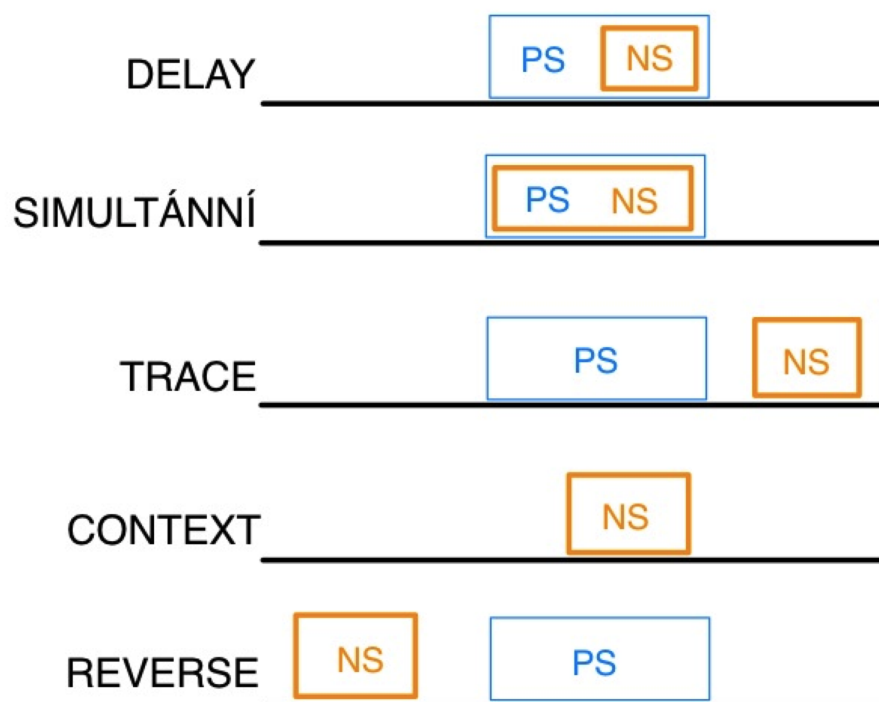
Formou asociačního učení je klasické podmiňování, kdy se vrozená reakce a nepodmíněný podnět spojí s podmíněným podnětem při dostatečném množství opakování. Popsáno bylo toto chování I.P.Pavlovem (*Pavlov, 1928; Pavlov & Anrep, 2003*) – známý experiment se zvonečkem (podmíněný podnět), který signalizoval brzké podání potravy (nepodmíněný podnět), a slinícím psem (nepodmíněný reflex). Psi brzy slinili jen při zvuku zvonku, což bylo nazváno podmíněným reflexem. Tento reflex je nutné

posilovat, jinak vyhasíná. Je důležité rozlišovat vyhasínání reflexu (zvíře v experimentu přestalo reagovat) a vyhasínání paměťové stopy (zvíře si již nepamatuje, jak má reagovat) (Bouton & Moody, 2004).

Obecně je pro podmiňování důležitá krátkodobá i dlouhodobá paměť (Bouton & Moody, 2004). Při každém sezení je epizoda uložena v krátkodobé paměti a až poté se zapisuje do paměti dlouhodobé (Wagner, 1981). Podle Wagnerovy teorie představují podmíněný a nepodmíněný stimul body v paměti, které se aktivují po předložení stimulu a po čase se spolu spojují. Na začátku jsou body silně aktivovány (krátkodobá paměť) a postupně jejich aktivace klesá. Problém s učením nastává, pokud ke spojení bodů nedojde (nízká aktivita bodu podmíněného nebo nepodmíněného stimulu kvůli velkému časovému odstavu). Pro klasické podmiňování je tedy nejvýhodnější, pokud je nepodmíněný stimul ještě aktivní a podmíněný stimul je prezentován v časově krátkém úseku po něm, aby byl co nejaktivnější. Čím jsou oba body více aktivní, tím pravděpodobnější je vytvoření asociace.

Podle „Pacemaker-accumulator model“ (Buhusi & Meck, 2005) si lze představit paměť jako mechanickou soupravu několika přístrojů (hodiny, akumulátor, krátkodobá a dlouhodobá paměť). Hodiny přenášejí impulsy do akumulátoru, kde se hromadí. Poté se informace z impulsů převede do krátkodobé paměti a zde jsou porovnávány se standarty v paměti dlouhodobé (referenční). Na základě srovnání intervalu z obou pamětí je provedena odezva organismu (Kryukov, 2012).

Klasické podmiňování lze rozdělit na více metod. První je metoda „delay“ podmiňování, kdy je prezentován podmíněný stimul a se zpožděním, ale zároveň s ním, je prezentován i stimul nepodmíněný (velmi podobný je simultánní typ podmiňování, kdy jsou oba stimuly prezentovány naráz a stejně dlouhou dobu) (Bangasser et al., 2006). Druhou metodou je „trace“ podmiňování, kdy je nepodmíněný stimul prezentován samostatně až po podmíněném (Clark et al., 2002). Kontextové podmiňování je výsledkem zvířetem pochopené a opětovně vybavené situace (běžným pokusem tohoto typu je podmiňování strachem) (Holland & Bouton, 1999). Posledním typem je reversní podmiňování, kdy je nejprve prezentován nepodmíněný stimul a až po něm samostatně podmíněný stimul (Kryukov, 2012). Ilustrační zobrazení podmiňovacích metod je na následujícím obrázku č.7., str. 33.



Obr.č.7. Časová schémata různých typů podmiňování. Zkratka PS znamená podmíněný stimul, NS nepodmíněný stimul, barevnými obdélníky je znázorněna doba prezentace. Při „delay“ podmiňování je prezentován podmíněný stimul a se zpožděním, ale zároveň s ním, je prezentován i stimul nepodmíněný. Při simultánním typu jsou oba stimuly prezentovány zároveň. U „trace“ podmiňování je nepodmíněný stimul prezentován samostatně až po podmíněném, při „context“ podmiňování je nepodmíněný stimul prezentován samostatně. Během „reverse“ typu podmiňování je první prezentován nepodmíněný stimul a po něm samostatně podmíněný stimul. Převzato a upraveno z *Kryukov, 2012*.

Často praktikovaným typem podmiňování je učení spojené se strachem nebo bolestí. Při těchto pokusech je využíváno aparatur, které po prezentaci podmíněného podnětu sepnou a dají zvířeti slabý, ale nepříjemný elektrický impuls přes podlahu, případně ze stěn (nepodmíněný aversivní podnět) (*Powell, 1967; Holland & Bouton, 1999*). Jedinci se tak rychle naučí po podmíněném podnětu utéci z původního prostoru (případně, pokud není možnost útěku, zvíře zůstane nehybné na místě - „freezing“, což je bráno jako projev strachu. Podle personality jedince se pak dále tento vyrovnává se stresovou situací pasivně [neaktivita, naučená bezmocnost] nebo aktivně [snaha o útěk z prostoru nebo kontrolu stresoru]) (*Holland & Bouton, 1999; Ijichi et al., 2013*).

Běžným typem testu je i podmiňování mrknutí při zvuku. Jedincům je nejprve puštěn akustický stimul, který je následován krátkým poryvem vzduchu namířeným směrem k oku. Po čase začnou jedinci reagovat mrkáním jen na samotný zvuk (Thompson, 1986; Keifer et al., 1995). Mrkající reflex byl podmíněn *in vitro* i na želvách *Chrysemys picta* elektrickou stimulací nervů (Keifer, 1992; Keifer et al., 1995).

Příklady studií asociačního učení

Kognitivní schopnosti plazů nejsou zkoumány zdaleka v takové míře, jako je tomu u savců a ptáků. Ovšem, s přihlédnutím ke stávající literatuře zabývající se tímto tématem jsou plazi schopni se většinu tradičně používaných kognitivních testů (např. prostorová orientace, Mueller-Paul et al., 2012a,b; reverzní učení, Leal & Powell, 2012; diskriminace, Gaalema, 2011; operantní podmiňování, Woo et al., 2009) naučit a zlepšovat se postupně ve výsledcích. Plazi si i hrají, což je známkou určité úrovně inteligence. Hraní si záleží na zvědavosti a odvážnosti jedince (personalita) a také na komplexitě a enrichmentu prostředí, ve kterém žije (Burghardt, 2013).

Mezi faktory, které ovlivňují schopnost učení, je i pohlaví. Studie na různých druzích hlodavců (Dalla & Shors, 2009) prokázala, že je rozdíl mezi pohlavími v učení a v rychlosti zániku paměťové stopy. Samice dosahovaly lepších výsledků v podmiňování mrkání, v podmiňování úleku a v operantních testech (aktivní vyhýbání). Samci naopak měli lepší výsledky při podmiňování strachem, operantních pokusech se stlačováním páky a u testu chuťové averze. Samice byly více aktivní, zatímco samci byli spíše pasivní a častěji u nich byl pozorován „freezing“. Rozdílné výsledky mezi pohlavími jsou vysvětleny různými strategiemi pro vyrovnávání se se stresem, organizačními rozdílnostmi ve struktuře mozku a jinou hladinou hormonů během vývoje mozku.

Studie Lechner et al., 2000 na měkkýších *Aplysia californica* ukázala, že i neurobiologicky jednoduchý organismus je schopen se naučit klasické podmiňování spojené s potravním chováním. Jako podmíněný stimul byl jedincům drážděn přijímací otvor a nepodmíněným stimulem byla potrava. Schopnost pamatovat si spojení mezi stimuly trvala minimálně 24 hodin (tedy spadá do dlouhodobé paměti). Dále bylo zjištěno, že posilování reflexu je ovlivněno aferentními dráhami ze střeva.

U plazů proběhla studie (Leal & Powell, 2012) souvislosti behaviorální flexibility a kognitivních testů u ještěra druhu *Anolis evermanni*. Tato práce prokázala, že navzdory jejich stereotypnímu způsobu života, je tento druh schopen dobrých výsledků v různých typech kognitivních testů, včetně rychlého asociačního učení během diskriminačních testů. Tento druh se tedy dá s úspěšností porovnávat s endotermními živočichy co se týče úspěšnosti v kognitivních testech.

Schopnost učení plazů byla také demonstrována pokusem s ještěrem *Anolis carolinensis*. Šest jedinců bylo umístěno do aparatury se dvěma komorami spojenými tunelem v místnosti beze světla. Pět vteřin poté, co se rozsvítilo světlo nad jednou z komor, byl do podlahy první komory puštěn elektrický proud, který zvířeti dal šok (aversivní stimul). Jedinci se po 270 sezeních zhruba v polovině případů přesunuli do druhé, bezpečné komory. Mezi zvířaty byly velké rozdíly v počtu útěků do bezpečné komory, nejméně učenlivé zvíře se přesunulo zhruba ve 30 % sezeních, nejlepší zvíře v 70 % (během posledních 60 trialů). Celkově ale byly velké pokroky v počtu útěků, takže schopnost plazů naučit se jednoduché asociační učení byla dokázána (Powell, 1967).

Hadi *Drymarchon corais* jsou schopni se naučit i poněkud složitější operantní podmiňování. Vodou deprivovaní jedinci se k pítku dostávali pomocí stisknutí tlačítka (Kleinginna, 1970).

Podobně i želvy *Aldabrachelys gigantea* umístěné v zoologické zahradě byly naučeny na zvuk clickeru natáhnout krk a nechat si z něj odebrat krev. Asociaci clickeru s potravou pochopily po sedmé společné prezentaci. Poté byla zvířata naučena dotknout se za potravní odměnu nosem červeného míčku představujícím target. Ve chvíli dotknutí byl opět použit clicker. Po dvouměsíčním tréninku (třikrát týdně) zvířata plně pochopila účel podmiňování. Po dalších třech sezeních želvy držely svůj postoj a bylo jim možno odebrat krev z krční tepny a tímto způsobem se snížil nutný čas a stres k získání veterinárních vzorků (Weiss & Wilson, 2003).

Neurobiologie asociačního učení

Oblasti, které jsou zapojeny do asociačních procesů jsou u savců a ptáků hippocampus (prostorová a časově podmíněná paměť) a amygdala (emocionální paměť). Také cerebellum je u obratlovců základním prvkem podmiňovacího procesu.

Klasické podmiňování má u savců jasnou spojitost s funkcí amygdaly (vnímání odměny) a mozkové kůry, která má na asociační chování velký vliv (*Everitt et al., 1999; Laberge et al., 2006*). Společně s hippocampem je tento systém zodpovědný za mentální konfiguraci situace a pochopení jejího kontextu. Zároveň je role hippocampu velmi významná v otázkách prostorové paměti (*Holland & Bouton, 1999*).

Pokud je savec vystaven podmiňovací situaci dlouhodobě předem, je kontext situace paměťově uchován mimo hippocampus (dlouhodobá paměť) a při pozdější lézi hippocampu je zvíře schopno podmiňovací situaci opět pochopit. Ale naopak léze entorhinálního cortexu, která by měla podstatně snížit množství sensorických vstupů na hippocampu, neměla žádný vliv na podmiňovací pokusy. Ovšem během méně komplexních pokusů (zatím není jisté, jaké jsou to přesně typy experimentů) zvíře chápe podmiňování i jednoduššími způsoby učení nezávislejšími na zpracování hippocampem (podobně jako u zjednodušené prostorové orientace, kdy se zvíře orientuje jen pomocí jediné značky) (*Holland & Bouton, 1999; Bouton & Moody, 2004*). Funkční procesy v hippocampu jsou například nutné při „trace“ podmiňování. Přesný mechanismus není zatím jistý, ale předpokládá se, že je v tomto případě hippocampus nutný ke znovuvybavení při simultánní prezentaci stimulů. Potkani s hippocampální lézí reagovali a opětovně se naučili podmiňování pokud jim byla vzpomínka obnovena (*Bangasser et al., 2006*).

Při testu podmiňování strachem je u savců zapojena do procesu amygdala jako prvek emocionální paměti. Tento test se považuje za na hippocampu nezávislý. Podobně je tomu u kostnatých ryb, u kterých je mediální pallium zodpovědné za emocionální paměť a výkon v tomto typu testu. Při podmiňování vyhýbání se místu je zapojeno mimo mediální pallium i laterální pallium, které kóduje časové informace a tímto je funkčně podobné hippocampu savců (*Broglio et al., 2005*).

U kostnatých ryb léze mediálního pallia neměly na výkon v asociačním testu vliv, přitom u savců je tento typ testu považován za závislý na hippocampu (*Broglio et al., 2005; Thompson & Steinmetz, 2009*). Také poškození laterálního pallia (funkčně homologní k savčímu hippocampu a plazímu mediálnímu cortexu) bylo důvodem zhoršení paměti a výkonu v prostorových testech a „trace“ testech podmiňování. Naopak v „delay“ podmiňování neměly léze vliv na výkon. Tyto léze a léze mediálního pallia také zhoršují emocionální paměť (*Broglio et al., 2005*).

Neurobiologická centra podmiňování během mrkajícího experimentu (prezentace stimulů zároveň) jsou v mozgovém kmeni a cerebellu, ale přesný popis zatím není naprosto jasný (Clark et al., 2002).

U plazů léze mediálního cortexu (funkčně homologickému k savčímu hippocampu) a dorsálního cortexu přímo ovlivňují schopnost zvířete uspět v podmiňovacích testech (Day et al., 2001). Léze mediálního cortexu u želv *Chrysemys picta* neměly vliv na výkon zvířete v diskriminačních testech, zatímco léze dorsálního cortexu ano. Tento pokus demonstroval, že do učebních procesů během tréninku je u plazů zapojen zejména dorsální cortex (Grisham & Powers, 1989). Podobných výsledků dosáhli i Kesner & Olton, 2014 u předem trénovaných želv. Později u zvířat s lézí mediálního cortexu nebyl zjištěn rozdíl v diskriminačních testech oproti zdravým jedincům, ale zvířatům s lézí dorsálního cortexu trvalo déle, než se znovu naučila, jak test dokončit.

Také léze cholinergních buněk telencephalonu (*nucleus basalis*) u stejného druhu želvy negativně ovlivňuje schopnost asociačního a diskriminačního učení, podobně jako léze dorsálního cortexu (Kesner & Olton, 2014; Blau & Powers, 1989). Tato zjištění podporují teorii, že v mediálním a dorsálním cortexu neprobíhají nutně spojení používané k navigaci v prostoru, ale pouze paměťové procesy, které zvířatům pomáhají v orientaci ve známém prostředí. Je tedy otázkou zda si plaz pamatuje co je značka a co se nachází u ní (paměťové uložení do vzpomínky) nebo řeší úlohu jako prostorovou (pomocí vytvoření kognitivní mapy) (Day et al., 2001; Bennett, 1996).

Personalita a reaktivita

Personalitu lze interpretovat jako osobnostní rysy jedince, které mají vliv na jeho chování v různých situacích. Zároveň jsou tyto charakteristiky konzistentní v čase a kontextu. Personalita je obecně definována charakterovými vlastnostmi zvířete, jeho temperamentem, mírou fluktuace nálad, aktivitou, schopnostmi a vlastními zkušenostmi. Zvířata s určitým typem personality vykazují podobné odpovědi během různých typů testů a většinou jsou tak jejich osobnostní rysy přesně definovatelné (Gosling, 2001; Carazo et al., 2014). Tyto vrozené (ale částečně flexibilní) personalitní charakteristiky také vysvětlují, proč je u jedinců vysoká míra variability v antipredační strategii (útěk nebo boj) (López et al., 2005).

Personalita zvířete by měla být zohledňována u všech behaviorálních testů. Personalitu ovlivňují jak genetické, tak i enviromentální faktory a zkušenosti (zejména z rané ontogenese). Personalita je do jisté míry plastická, může se během života zkušenostmi mírně měnit. Personalitní testy byly provedeny na mnoha druzích zvířat a osobnostní rozdělení je patrné u bezobratlých, ryb, ptáků i savců. Testy jsou většinou založené na míře agresivity, případně na volné exploraci neznámého prostředí („open-field“ test) (Dingemanse *et al.*, 2010; Carazo *et al.*, 2014).

Většinu zvířat lze rozdělit na dva základní protichůdné typy, které odrážejí jejich povahu. V různých studiích se užívají jiná kritéria pro rozdělení zvířat, ale většinou se zvířata dělí na „bold“ (odvážná) a „shy“ (plachá), případně na proaktivní a reaktivní. Dále se pak personalita může posuzovat i podle rychlosti explorace nového prostředí („open-field“ test) na pomalu a rychle explorující zvířata (Carazo *et al.*, 2014; Koolhaas *et al.*, 1999).

Odvážnost zvířete je nejčastěji interpretována jako tendence riskovat a to zejména v nových nepředvídatelných situacích. Je obvykle posuzována v závislosti na antipredačním chování nebo během reakce na nové podněty (rozdělení na neofilní a neofobická zvířata je také způsobem, jak určit některé charakteristiky zvířete) (Carazo *et al.*, 2014; López *et al.*, 2005). Zároveň je v čase konzistentní a je tedy dobrým ukazatelem určitých personalitních rysů jedince (McEvoy *et al.*, 2015).

Obecně lze říci, že odvážná zvířata jsou méně neofobní a jejich latence pohybu po novém prostředí nebo dotyku nového objektu jsou kratší, než u zvířat plachých (Carere & Locurto, 2011). V asociačních testech jsou tedy odvážná zvířata ta, která se dotknou nového objektu dříve a tak mají vyšší pravděpodobnost, že se test rychleji naučí. Podle Sakata *et al.*, 2002 míra aktivity záleží i na zkušenosti jednotlivce, zkušenější zvířata jsou více aktivní během behaviorálních testů. Tito aktivnější jedinci vykazují také více teritoriálního chování.

Rozlišení personality na zvířata proaktivní a reaktivní je častým způsobem jak definovat míru aktivity zvířete (na rozdíl od odvahy) nebo jeho schopnost se vyrovnávat se stresem. Proaktivní personalita (aktivní styl odpovědi na stresovou situaci) je činná, odvážná, defensivní, agresivní. Naopak reaktivní personalita (pasivní styl odpovědi na stresor) je typicky pasivní, apatická a na aversivní stimul nereaguje nebo případně reaguje útekem (Koolhaas *et al.*, 1999; Ijichi *et al.*, 2013). Částečně se tedy tyto

dva způsoby rozlišení personality překrývají – odvážná zvířata jsou spíše ta s proaktivní personalitou a plachá s reaktivní, ale nemusí tomu tak být vždy (míra aktivity zvířete vždy neurčuje jeho odvážnost a naopak) (Mell et al., 2016).

Reaktivní test je personalitním typem testu, který v zásadě definuje jestli zvíře na stresový stimul reaguje defensivně nebo útekově. Do jisté míry tedy aktivita a reaktivita vypovídá o personalitě jedince. Bylo zjištěno, že některé prvky chování (aktivita, agresivita a míra riskování) mají značnou krátkodobou opakovatelnost (a jsou tedy konzistentní v čase a lze je považovat za chování odrážející personalitu zvířete), na rozdíl od sociability, u které opakovatelnost zjištěna nebyla. Míra a rychlost explorační aktivity, aktivita a odvážnost tedy nejspíše reprezentují určité personalitní charakteristiky, které ale nejsou na sobě vzájemně závislé (Mell et al., 2016).

Způsob reakce zvířete na stresovou situaci je ovlivněn mnoha faktory, zejména pohlavím a množstvím hormonů (Dalla & Shors, 2009), také zkušenostmi z rané ontogeneze, ročním obdobím a případně i rozmnožovací sezónou (Carter et al., 2012).

U plazů je také důležitým faktorem teplota okolí. Při vyšších teplotách jsou obecně aktivnější a mají vyšší tendenci volit útekovou antipredační strategii, zatímco při nízkých teplotách (pro plazy neoptimálních) spíše volí defensivní a agresivní strategii (Hertz et al., 1982).

Ve studii Mell et al., 2016 byla pozorována souvislost metabolické aktivity (která roste s teplotou a aktivitou zvířete) a personalitními charakteristikami samců ještěřky *Zootoca vivipara*. Personalita samců byla buď více agresivní (zároveň více riskující, s nižší mírou sociability a s vyšší metabolickou odpovědí na stres) anebo klidnější (jedinci byli i sociálnější, aktivnější a s nízkou mírou stresu).

Také inkubační teplota může způsobovat variabilitu v behaviorálních projevech a výkonech v kognitivních testech u plazů. Studie u gekončíka *Coleonyx elegans* (Trnik et al., 2011) ukázala, že výkon jedinců v „open-field“ testu, testu antipredačního chování (stresové podmínky) a také testu potravního chování (nestresové podmínky) záleží na teplotě, při které byla zvířata inkubována. Jedinci inkubovaní při nejvyšší teplotě (30°C) byli méně aktivní během stresujících podmínek, než jedinci inkubovaní při nižších teplotách (26 a 28°C). I neaktivita zvířete během stresu je ale možnou antipredační strategií, při které se šance na přežití zvyšují (při napadení predátorem může být účinnější strategií než útek, a to zejména za nízkých teplot [Hertz et al., 1982]).

U gekončků nočních je personalita zvířete do značné míry určena pohlavím, respektive právě inkubační teplotou a hladinou hormonů. Jedinci inkubovaní během nižší teploty (zpravidla samice) jsou méně agresivnější než samci a „hot females“.

Inkubační teplota a hladina samicího hormonu a jejich vliv na chování byly pozorovány i ve studii *Flores et al., 1994*. Vejce gekončků nočních byla inkubována za nízkých, „samičích“ teplot (tato měla teplotně determinované pohlaví) a také za teplot vyšších, aby byly získány „hot females“ (do části těchto vajec byl vstříknut estradiol, tato zvířata pak byla označována jako pohlavně hormonálně determinovaná). V dospělosti pak byly „hot females“ bez zvýšené hladiny estradiolu agresivnější a pro samce méně atraktivní. „Hot females“ s uměle zvýšenou hladinou estradiolu byly také agresivnější, ale zároveň pro samce atraktivní. Samice vylíhlé za nízkých teplot byly ihned kastrovány – poté také vykazovaly vyšší míru agresivity a sníženou atraktivitu. Vliv pohlavních hormonů na sociosexuální chování je tedy důležitý i postnatálně.

Míra agrese tedy závisí na hormonální hladině, která se ustanovuje během inkubační teploty. Hladiny hormonů a jejich vliv na chování byly zkoumány také v práci *Rhen & Crews, 2000* na kastrováných gekončcích obou pohlaví. Estradiol měl vliv na vnímání atraktivity samic samci (zvýšení) a také u samic zvýšil sexuální chování (u samců tomu bylo naopak). Naopak při aplikaci testosteronu byla zvířata vnímána ostatními jako neatraktivní (obě pohlaví). Samci i samice se zvýšenou hladinou testosteronu byli agresivnější a bylo na ně pozorováno více útoků (na samice gekončků je obecně pozorován nízký počet útoků). Celkově hormony neovlivnily útěkové chování, pouze u samic jejich submisivitu. Vliv inkubační teploty byl zřetelný pouze u agresivního (defensivního) postoje, s vyšší inkubační teplotou se zvyšovala i míra těchto projevů. U útěkového chování byl vliv inkubační teploty pozorován u samic – samice vyvinuté během nižších, typicky „samičích“ teplot prchaly před stimulem méně, než „hot females“.

Vliv pohlaví byl pozorován i ve studii *Suchomelová et al., 2015* na gekončkoví příbuzných druhích *Teratoscincus (T. scincus a T. keyserlingii)*. Samci se oproti samicím chovali v testu reaktivity více agresivně a defensivně. Pohlaví (respektive inkubační teplota) a hladiny sexuálních hormonů tedy silně ovlivňují míru agrese a celkovou reaktivitu gekončků.

Personalita přímo působí na výkony v kognitivních testech. Ontogenetické změny v personalitě mohou také ovlivnit výkon v kognitivních testech s postupujícím věkem.

V práci (*Landová et al., 2013*) byl zjištěna rozdílná reaktivita mláďat a dospělců. Testovaná zvířata byla stimulována silným dotykem do sakrální oblasti, čímž byl simulován útok predátora. Mláďata během simulovaného útoku predátora vokalizují a útočí (defenzivní reaktivita), zatímco dospělci mají únikovou strategii (útěková reaktivita). Zkušenosti a úniková nebo bojovná strategie jsou tedy získávány i věkem a s rostoucí velikostí jedince.

V jiné studii (*Landová et al., 2016*) byla zkoumána antipredační strategie pomocí predátorů, za které byly zvoleny různé druhy hadů, kteří se v areálech gekončků vyskytují sympatricky a alopatricky. Naivní laboratorní mláďata na hada reagovala defenzivně, jejich antipredační strategie je tedy vrozená. Nejvyšší míra defenzivních postojů byla u subadultů a adultů, a to proti druhu hada, který se v jejich areálu přirozeně vyskytuje. Zároveň byl v tomto testu patrný vliv původu zvířat. Zvířata z odchytu ve volné přírodě se projevovala méně reaktivně na rozdíl od laboratorních jedinců. V tomto testu se mimo jiné objevovaly reaktivní proměnné (defenzivní postoj, nízký postoj, „freezing“ atd.), které jsem vyhodnocovala i já v reaktivním testu gekončků v této práci (více v podkapitole Test reaktivity, str.55, kapitola Metodika a popis pokusů).

Také u gekončkoví příbuzného druhu, scinka *Eulamprus heatwolei*, byla zkoumána antipredační strategie, a to ve spojitosti s pachy (*Head et al., 2002*). V této studii byly jako predátoři opět použity sympatrické a alopatrické druhy hadů, a navíc také bezobratlí. Mláďata na pachy hadů reagovala mnohem intenzivněji než adultní zvířata, zřejmě z důvodu vyšší predace mladých jedinců. Nejsilnější reakce mláďat byla ale na pavouka rodu *Hadronyche*, jediného lovce s vyčkávající strategií. Chemické rozpoznání predátora se tedy zřejmě uplatňuje pro vyhýbání se zejména číhajícím predátorům. Dospělá zvířata neprojevovala žádnou antipredační strategii vůči predátorům, a to nejspíše z důvodu větší velikost těla. Tím se pro většinu predátorů stala nedostupnou kořistí. V těchto pokusech je tedy také patrná ontogenetická změna v antipredační strategii a behaviorální odpovědi na přítomnost predátora.

Studie se rovněž zaměřují na určité osobnostní charakteristiky a schopnost učení a orientaci v prostorových úlohách.

Ve studii souvislosti preferované lokace a agresivního chování (*Farrell & Wilczynski, 2006*) na ještěrovi *Anolis carolinensis* bylo zjištěno, že si zvířata mohou agresivní odpověď asociovat s předchozími zkušenostmi a tato asociace pak

následně ovlivňuje jejich chování. Často teritoriální agresí spouští vizuální stimul soka a čím častěji je zvíře tomuto stimulu vystaveno, tím více zkušeností získá. Poté je v teritoriálních soubojích rychlejší v odpovědi, agresivnější a častěji vyhrává. V této studii byla agrese považována za odměňující stimul a předpokládalo se, že si zvířata agresí pomocí podmiňování asociují s místem a budou pak toto místo preferovat. Agresivní samci si opravdu více oblíbili místo asociované s agresí, zatímco preference neagresivních samců se nezměnily. Zřejmě je tedy asociace místa s agresí důležitým prvkem při tvoření teritorií.

Podle studie *Carazo et al., 2014* na scincích *Eulamprus quoyii* má odvážnost zvířete vliv na míru explorační i na schopnost orientace. V této práci byla zvířata rozdělena na odvážná a plachá a zároveň na potravně neofilní a neofobická (pomocí prezentace nové potravy). U tohoto druhu mají v přírodě samci dvě rozdílné strategie rozmnožování – teritoriální samci, kteří si hájí svůj prostor a příliš se z něj nevzdalují, a samci, kteří netvoří teritoria a putují po velkém prostoru (dále nazýváni jako putující samci).

Zvířata byla umístěna do suché arény, ve které byly dva úkryty, jeden bezpečný a druhý nebezpečný. Zvíře bylo v aréně vylekáno (simulovaný útok predátora) a při útěku do nebezpečného úkrytu bylo vyjmuto a opět stimulováno. Pokud se ukrylo v bezpečném úkrytu, nebyla provedena žádná manipulace.

Odvážní jedinci se vraceli do bezpečného úkrytu rychleji než plaší, učili se tuto úlohu nejrychleji. Plaší jedinci se jí sice učili pomaleji, ale nejhorší výsledky měli jedinci, u kterých nebyla personalita jednoznačně diferencovaná. Obě vyhraněné personality se tedy učili dobře, a celkové výsledky poukázaly na některé spojitosti s rozmnožovací strategií samců (kteří měli celkově lepší výsledky než samice) - teritoriální samci byli více odvážní, zároveň pomalu explorační a neofilní. A to zřejmě z důvodu jejich strategie, která je závislá na schopnosti si dobře zapamatovat prostor (pozice samic, hranice teritoria). Putující samci byli více neofobní, plaší a prostor prozkoumávali rychle, opět z důvodu jejich přirozené strategie, kdy se musí pohybovat po prostoru rychle a tím snížit riziko setkání s teritoriálním samcem nebo predátorem. Plaší jedinci se tedy učí prostorovou informaci rychleji, ale proto může být tato informace nepřesná.

Podobné výsledky byly získány ve studii *Stapley & Keogh, 2004* u příbuzného druhu *Eulamprus heatwolei* (u kterého se samci také dělí na teritoriální a putující). Práce prokázala, že míra explorační se liší v závislosti na strategii samce. Putující samci trávili v bezpečném úkrytu méně času a měli vyšší míru exploračního chování, jejich strategie

tedy byla více riziková (na území s predátorem vstupovali častěji než teritoriální samci). Teritoriální samci byli opatrnější a více se ukryvali. Tyto výsledky jsou zřejmě ukazatelem kompromisu mezi antipredačním chováním a obranou teritoria – teritoriální samci jsou během aktivity opatrnější, zatímco putující samci mají při vyšší míře explorační i vyšší riziko predace.

Reaktivita je tedy důležitou součástí personality a její míra ovlivňuje výkon v kognitivních testech. Odvážnost zvířete je často spojována s jeho neofilií a proto má odvážnost vliv i na rychlost a míru učení v testech asociace. Zároveň byla prokázána souvislost s orientací v prostoru a osobními charakteristikami. V této práci bylo k reaktivitě jedinců přihlédnuto ve výsledcích z MWM a asociativního učení, a také v celkové úspěšnosti ve všech testech.

Metodika

Metodika a popis pokusů

Ve všech pokusech byla použita zvířata druhu *Eublepharis macularius* z předešlého tréninku Moniky Voňavkové v Morrisově vodním bludišti (Voňavková, 2013). Zvířat, která dokončila všechny pokusy v MWM, bylo 28. V pokusech asociačního učení, testování postojových korekcí na experimentální plošině a během testů reaktivity byla použita navíc zvířata i z kontrolní skupiny (jedinci bez tréninku v MWM, 18 jedinců). Z celého počtu zvířat bylo 7 samců, „hot females“ se v testovaném vzorku nenacházely (inkubační teplota byla u všech zvířat stejná). Roky vylíhnutí všech jedinců a jejich počet byly následující – 3 zvířata vylíhla v roce 2004, 3 zvířata vylíhla v roce 2006, 7 zvířat vylíhly v roce 2007, 28 zvířat vylíhly v roce 2008, 1 zvíře vylíhlo 2009 a 5 zvířat vylíhly v roce 2010.

Všechna pokusná zvířata byla tedy adultní, pocházející částečně z laboratorního chovu a zčásti jsou potomky zvířat odchycených ve volné přírodě (Pákistán). Ze všech 46 zvířat bylo 23 laboratorního typu (LAB) a 23 s rodiči z volné přírody (PAK).

Původní pokusy navigace u skupiny s tréninkem v MWM probíhaly od prosince 2011 do září 2013 (Voňavková, 2013). Experimenty prováděné mnou probíhaly od ledna 2014 do dubna 2015 (retrénink v MWM), od prosince 2014 do června 2016 (asociační učení a test reaktivity) a během dvou celých dní – 30.11.2015 a 14.12.2015 (měření pohybových korekcí hlavy na experimentální plošině).

Všechny videozáznamy pořízené během testů v MWM a asociačního učení jsou archivovány na externím disku v kanceláři vedoucí této práce.

Chov

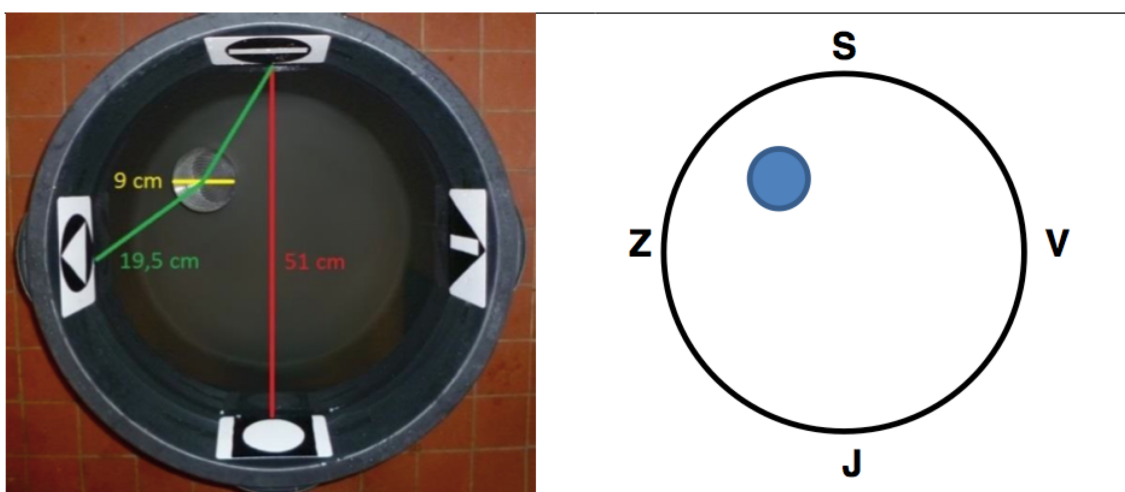
Všechna zvířata žijí v jedné místnosti s okny, v samostatných plastových krabičkách (o rozměrech 15 x 15 x 10 cm) s mnoha bočními otvory pro dobrou cirkulaci vzduchu. Zvířata jsou chována odděleně z důvodu snadno přenositelné infekce, a to zejména u jedinců trénovaných v MWM. Ve větších chovech jsou zvířata často ohrožována gastrointestinálními parazity (zejména *Cryptosporidia*, *Flagellata* a *Coccidia*).

Zejména *Cryptosporidia* jsou velkým problémem, protože jsou snadno přenositelné, těžko diagnostikovatelné a není proti nim lék (Stahl, 2003).

Podestýlka je ze směsi mulčovací kůry a kokosového vlákna. V každé krabici je možnost úkrytu (papírová role) a přístup k vodě a potravě (larvy *Tenebrio molitor* a *Zophobas morio*). Zvířatům byl ponechán přirozený světelný režim. Teplota v místnosti se pohybovala mezi 26 až 30°C. Zdrojem tepla je ústřední topení, případně topné kabely umístěné pod chovnými boxy.

Morrisovo vodní bludiště

Aréna s veškerým vybavením byla použita stejná jako při předcházejícím pokusu (Voňavková, 2013). Aréna byla plastová, ve tvaru komolého kužele o průměru 51 cm (vrchní otevřená část arény). Cílem (ostrůvkem) byl válec z průhledného tvrzeného plastu (průměr 9 cm), který byl ponořen 2 cm pod hladinou vody. Voda v aréně byla před začátkem pokusu temperována na 28°C (+/- 1°C). Po obvodu arény byly ve čtyřech směrech (označeny jako sever [S], jih [J], východ [V] a západ [Z]) umístěny grafické černobílé značky (stejně jako v původním pokusu). Ilustrace těchto značek je na obrázku č.9, str.46. Před testováním byl každý jedinec umístěn do inkubátoru, kde byl po dobu asi pěti minut temperován na teplotu 28°C (+/- 1°C). Snímání průběhu pokusu bylo zajištěno kamerou přichycenou ke stropu pomocí kovového stojanu. Kamera byla vždy přímo nad středem arény. Fotografie arény a ilustrace znázorňující polohu ostrůvku je na následujícím obrázku č.8.



Obr.č.8. Na levé části fotografie arény vodního bludiště, vpravo schématický náčrt polohy ostrůvku vzhledem k označení stran v aréně. Převzato z Voňavková, 2013.



Obr.č.9. Grafické značky označující směry (S – sever; J – jih; V – východ; Z - západ) v aréně. Značky byly totožné jako v původním pokusu. Převzato z *Voňavková, 2013*.

Původní experiment v MWM

Výzkum Moniky Voňavkové v roce 2013 měl několik fází. V každém sezení bylo zvíře vloženo do arény pouze jednou a to z předem určeného směru (směry byly náhodně seřazeny před začátkem pokusů). Všichni jedinci měli během pokusů shodné pořadí místa vypouštění do arény. První fází byl pretrénink 140 jedinců, kteří byli vloženi do arény na maximálně 8 minut a byla sledována jejich aktivita. Ze všech zvířat bylo vybráno 56 jedinců, kteří splňovali kritéria aktivního plavání.

Další částí byla fáze trénink, ve které proběhlo 20 sezení, při kterých bylo zvíře (celkem 56 jedinců) vloženo do arény (jednou za sezení) na maximálně 8 minut a bylo stimulováno dřívkem pokud se nepohybovalo.

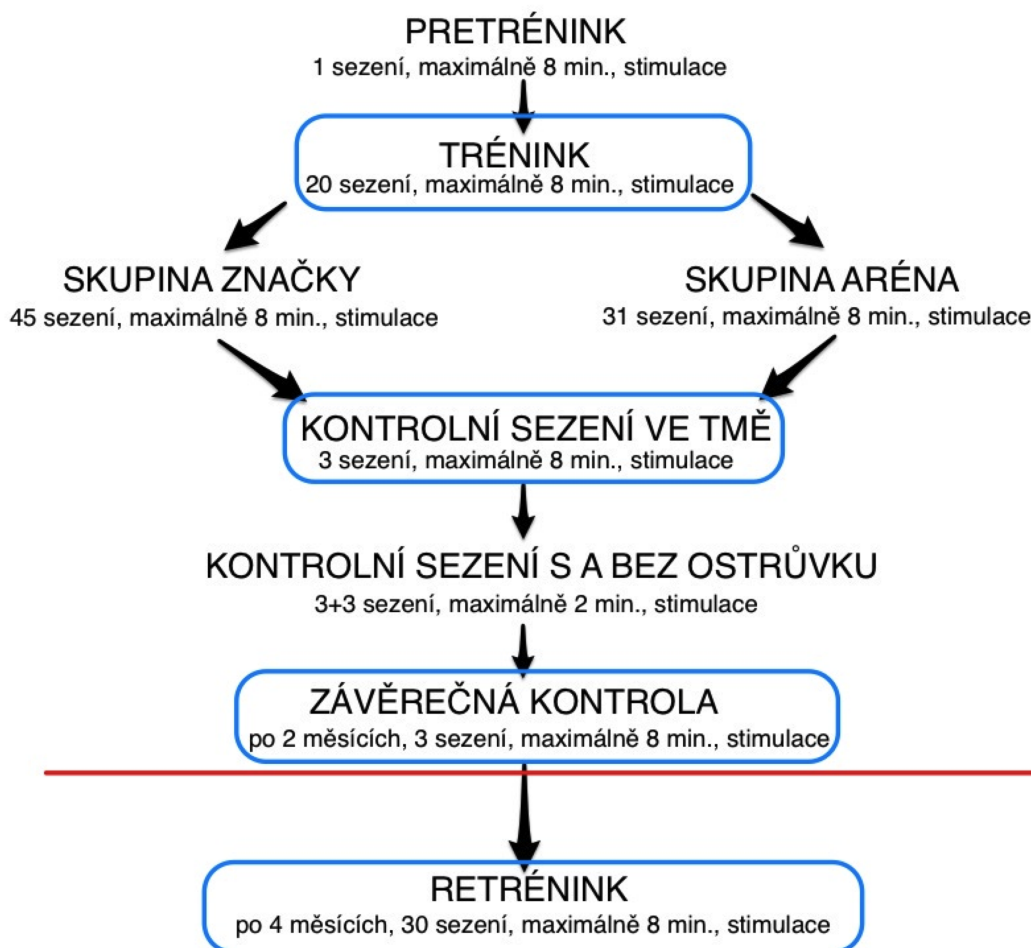
V následující fázi se zvířata rozdělila na dvě stejně velké skupiny - „značky“ a „aréna“. Skupině „značky“ byla každé páté sezení odebrána jedna černobílá grafická vnitroarénová značka (celkem 45 sezení). Skupině „aréna“ byla měněna poloha světelného zdroje a samotná aréna posouvána vzhledem k místnosti a tím se měnila poloha ostrůvku vzhledem k vybavení místnosti, které mohla zvířata používat jako vzdálené mimoarénové značky při navigaci (celkem 31 sezení). Sezení v této fázi trvala maximálně 8 minut a zvířata byla stimulována dřívkem při neaktivitě.

V další fázi proběhla 3 kontrolní sezení ve tmě pouze pod červeným světlem (opět byl maximální čas 8 minut a probíhala stimulace). V této fázi byla eliminována možnost navigace zvířat pomocí mimoarénových značek (snížení viditelnosti).

Následovala 3 kontrolní sezení s ostrůvkem a 3 sezení bez ostrůvku (maximální čas 2 minuty, probíhala stimulace).

Poslední částí pokusu, který Monika Voňavková se zvířaty absolvovala, byla závěrečná kontrola po dvou měsících netrénování během 3 sezení (maximálně 8 minut v aréně s ostrůvkem).

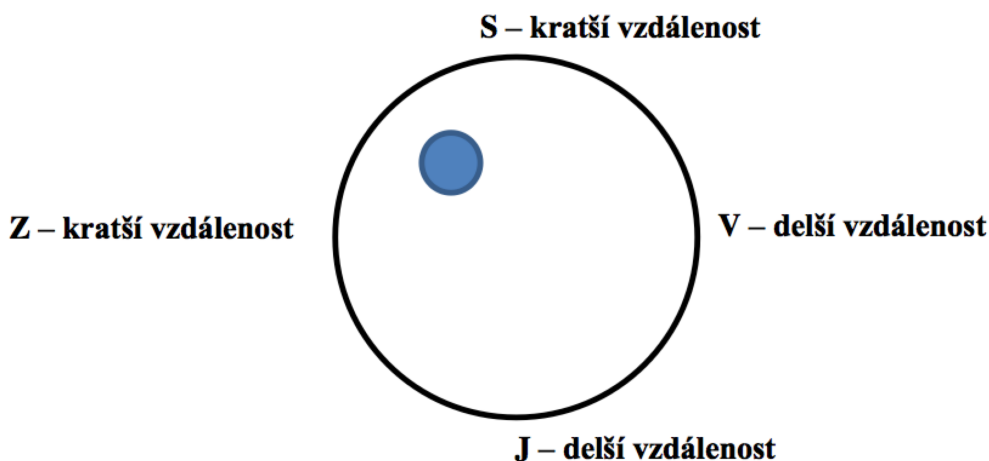
Schématické znázornění fází celého pokusu je na následujícím obrázku č.10.



Obr.č.10. Schématické znázornění průběhu pokusů Voňavková, 2013 a reetréninku zvířat v Morrisově vodním bludišti. Nad červenou čarou jsou zobrazeny fáze, ve kterých zvířata trénovala M. Voňavková, pod čarou pak fáze, ve které jsem zvířata trénovala sama. Modře jsou označeny fáze pokusu, které byly v této práci vyhodnoceny (případně opětovně vyhodnoceny). Fáze trénink byla vybrána jako první fáze učení, 3 sezení ve tmě byly vybrány z důvodu absolutní kontroly (zvířata se nemohla orientovat pomocí mimoarénových vzdálených značek), závěrečná kontrola byla vybrána z důvodu kratší časové pauzy mezi trénováním a reetréninku jako fáze určující míru zapamatování trasy po delší časové pauze. Počet všech vyhodnocovaných plaveb byl 56, rozdělení pomocí čísel plaveb bylo následující – trénink (1.-20. plavba), kontrolní sezení ve tmě (21.-23. plavba), závěrečná kontrola (24.-26. plavba) a reetrénink (27.-56. plavba).

Retrénink v MWM

Po čtyřech měsících od poslední kontrolní plavby (fáze závěrečná kontrola) jsem provedla retrénink zvířat v původním pokusu (podle stejných kritérií jako ve fázi trénink). Počet jedinců, kteří dokončili tuto fázi, byl 28. Aréna s ostrůvkem se nacházela po celou dobu na stále stejném místě a během všech plaveb probíhala prezentace všech vnitroarénových značek. Před každým sezením byl všem gekončikům netoxickou bílou barvou namalován trojúhelník na hlavu, z důvodu snazšího zpracování a vypočítání dráhy v počítačovém programu (Ethovision XT 11.5). Zvířata byla temperována v inkubátoru na teplotu 28°C po dobu asi 5 minut a poté vložena do arény z předem určeného směru (celkové pořadí směrů bylo zvoleno náhodně před začátkem celé fáze retréninku a bylo pro všechna zvířata ve shodném pořadí). Každé zvíře bylo do arény vloženo jen jednou během jednoho sezení. Ve výpočtech byla zohledňována poloha startu, čili délka dráhy k ostrůvku (sever a západ – kratší trasa, jih a východ – delší trasa, názorně na obrázku č.11).

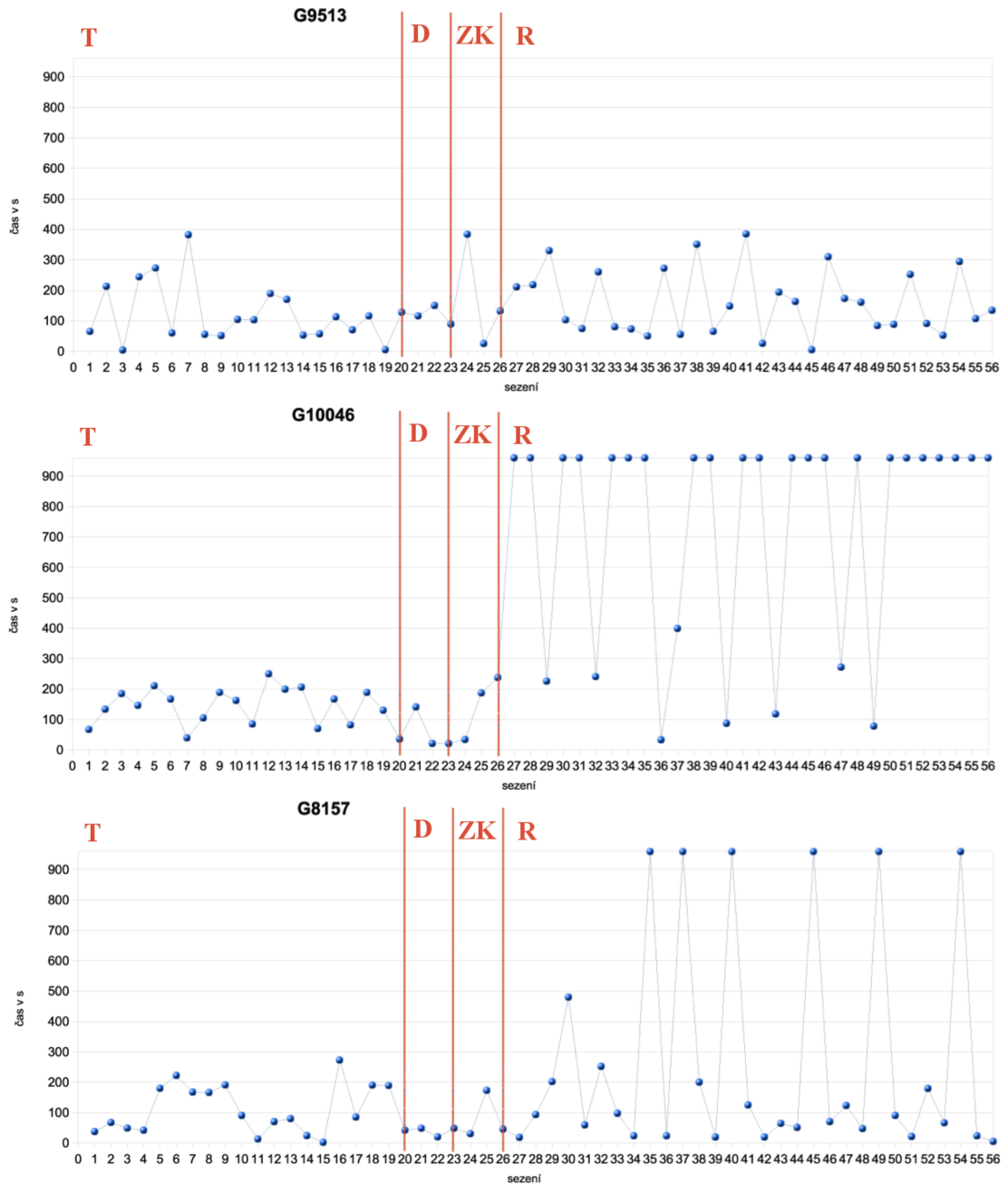


Obr.č.11. Ilustrativní znázornění zohlednění vzdálenosti ostrůvku vzhledem k poloze startu (místo vypuštění zvířete). S – sever, J – jih, V – východ, Z - západ. Modře označena poloha ostrůvku. Převzato z *Voňavková, 2013*.

Maximální doba testování zvířete v aréně byla 8 minut. Pokud zvířata aktivně neplavala (využívala strategii „floatingu“ [volného neaktivního splývání na hladině] nebo se potápěla a sedala na dno) byla stimulována silný dotykem dřívka do sakrální oblasti a to maximálně třicetkrát za jedno sezení. Pokud jedinec do osmi minut (nebo do doby než byl

třicetkrát stimulován) nenalezl ostrůvek, byl z arény vyjmut, osušen a vrácen do své domovské krabíčky. Jestliže zvíře nebylo aktivní v plavbě ani po třiceti stimulacích, bylo z arény vyjmuta a tato plavba byla zaznamenána jako neaktivní. Pokud jedinec ostrůvek našel, byl zaznamenán čas dosažení ostrůvku a zvíře bylo osušeno a vráceno do domovské krabíčky. Celkem bylo během fáze retraininku provedeno 30 sezení (zpravidla byla zvířata trénována jednou za dva týdny). Při každé plavbě se zaznamenával čas dosažení ostrůvku a počet stimulací (případně neaktivita během plavby a předčasné ukončení pokusu).

Grafy zobrazující časy dosažení ostrůvku ve všech vyhodnocovaných fázích pro každé ze zvířat jsou v Příloze 1, str.122. Na následujícím obrázku č.12, str.50, je ukázka grafů časů tří zvířat, která měla během retraininku různou úspěšnost v čase dosažení ostrůvku.



Obr.č.12. Ukázka grafů zobrazující čas nalézání ostrůvku v MWM s postupem sezení u tří jedinců. Na ose Y čas v sekundách, na ose X číslo sezení. Graf je rozdělen svislými červenými čarami označující fázi pokusu (T = trénink, D = „Dark“, sezení ve tmě, ZK = závěrečná kontrola, R = retrénink). Hodnotou 960 vteřin je označeno neaktivní sezení (zvíře bylo z důvodu neaktivity vyjmuta z arény předčasně). Na prvním grafu (ID G9513) jsou časy jedince, který si udržel svou úspěšnost v nalézání ostrůvku. Na prostředním grafu (ID G10046) jsou časy zvířete, které bylo ve většině retréninkových sezeních neaktivní. Na třetím grafu je jedinec (ID G8157), který měl během retréninku velké výkyvy v časech nalézání ostrůvku. Grafy všech jedinců jsou vyobrazeny v Příloze 1, str.122.

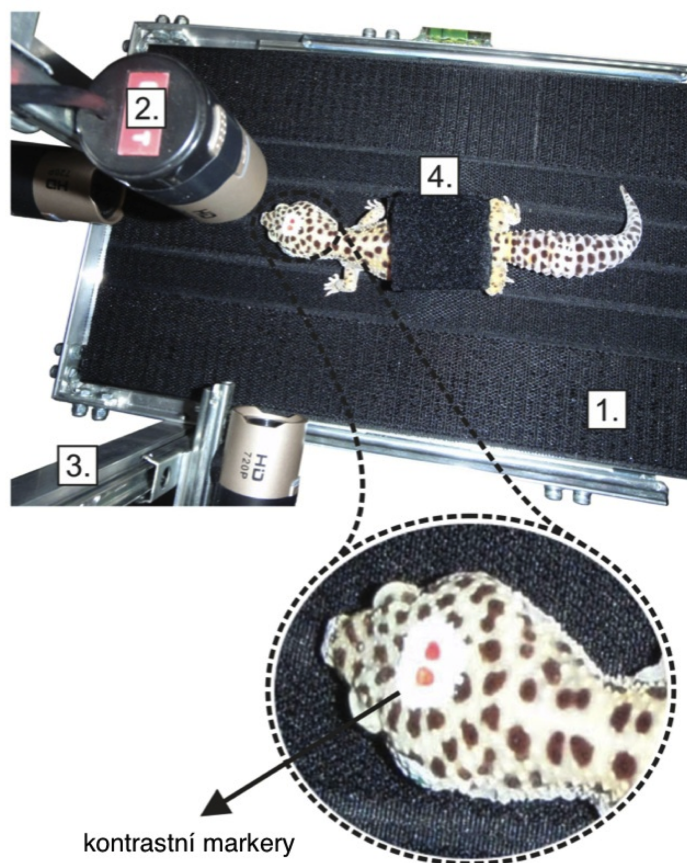
Testování na experimentální plošině

Experimentální polohující plošina byla použita ve spolupráci s pracovníky a studenty z ČVUT v Kladně. Plošina je vybavena třemi kamerami a umožňuje měření neurofyziologických, motorických, reakčních a dalších egocentrických i alothetických procesů organismu a analýzu jeho prostorové kognice. Plošina polohuje zvířetem v různých rychlostech pod různými úhly a měří korekční pohyby hlavy (ve frontální, sagitální a transversální rovině) (Kutilek *et al.*, 2015).

Plošina zaznamenává pohyb hlavy zvířete pomocí barevných markerů, na které jsou namířeny tři samostatné kamery. Markery se v našem případě malovaly třemi různými netoxickými barvami na bílou podkladovou barvu na kůži zvířete. Umístění markerů bylo mezi nozdrami, na vrcholu lebky a zhruba na místě čelistního kloubu.

Pro upevnění a udržení zvířete na plošině jsme testovali fixaci z molitanu, později fixaci pomocí oboustranné pásky suchého zipu. Tyto fixace se ale nezdály vhodné - zvířata byla ve stresu a snažila se dostat z fixace pryč. Proto jsme nakonec během finálního testu použili krabičky z nezávadného průhledného plastu slepené potravinářským lepidlem ve tvaru úzkého kvádru. Velikost krabiček byla dána rozměry gekončičků, zvíře se v ní nemohlo otočit ani volně přemísťovat, ale zároveň ho nijak neomezovala v pohybu a situace pro něj tak byla přirozenější a méně stresující. Víčko krabiček bylo opatřeno otvory pro snazší stimulaci zvířete dřívkem během pokusu. Upevnění krabičky na plošinu bylo vyřešeno suchým zipem. Fotografie plošiny je na následujícím obrázku č.13, str.52.

Testování kompenzačních pohybů proběhlo za dvou rychlostí náklonu plošiny, 2,5°/s a 5°/s. Zároveň také byl testován vliv stimulu při obou rychlostech náklonu. Rychlost i stimulace zvířete mohou ovlivnit míru kompenzace pohybů těla hlavou (Beloozerova *et al.*, 2003c). Při stimulaci dotykem dřívka do sakrální oblasti se zvíře zpravidla pohne, tím se mění těžiště jeho těla a zároveň je vybudena jeho vnímavost.



Obr.č.13. Fotografie experimentální plošiny se zvířetem fixovaným pomocí suchého zipu (prvotní, nakonec nepoužitý typ fixace). Číslem 1 je označena pohyblivá plošina, číslem 2 kamera, číslem 3 upevnění kamery pomocí posuvných ložisek, číslem 4 fixace zvířete ze suchého zipu. Převzato z *Kutilek et al., 2015*.

Data o pohybových korekcích byla získána od předem vybraných 30 jedinců (15 s tréninkem ve vodním bludišti, 15 bez tréninku). Měřilo se ve dvou rychlostech náklonu a zároveň se každé zvíře změřilo v situaci před stimulem a po stimulu.

Všechna zvířata byla rozdělena na dvě menší skupiny po patnácti jedincích. Ve skupině č.1 bylo 8 jedinců absolvujících pokusy v MWM a 7 z kontrolní skupiny, ve skupině č.2 bylo 7 jedinců ze skupiny trénované v MWM a 8 z kontrolní skupiny. Zvířata byla převezena do budovy ČVUT v Kladně, kde se experimentální plošina nachází. Všem gekončikům byly předem namalovány netoxickou barvou markery na oblast čelistního kloubu (měřil se pohyb hlavy pouze v sagitální rovině).

Skupina č.1 byla měřena v místnosti o teplotě 24°C (+/- 1°C). Každé zvíře bylo umístěno do inkubátoru a po dobu šesti minut temperováno při teplotě 28°C (+/- 1°C).

Poté bylo zvíře umístěno do plastové průhledné krabičky (vymyté lihem a vodou) a umístěno na plošinu v rovině. Dále proběhlo asi třiminutové natáčení (před stimulací), poté byla plošina vyrovnána a zvíře bylo třikrát stimulováno silným dotykem dřívka do sakrální oblasti (přímo v krabičce). Poté proběhlo další zhruba třiminutové natáčení (po stimulaci). Po skončení natáčení bylo zvíře z krabičky vyjmuto a krabička byla vyčištěna.

Po natočení všech zvířat ze skupiny č.1 rychlostí náklonu plošiny $2,5^\circ/s$ proběhla krátká přestávka, tak, aby každé zvíře mělo stejně dlouhou pauzu před natáčením v rychlosti náklonu $5^\circ/s$. Natáčení rychlostí náklonu $5^\circ/s$ probíhalo za stejných podmínek.

Délka sekvence natáčení je závislá na rychlosti pohybu plošiny. Sekvence při rychlosti náklonu $2,5^\circ/s$ je dlouhá 2 minuty a 50 vteřin, při rychlosti náklonu $5^\circ/s$ jsou to 2 minuty a 56 vteřin. Plošina během pomalejšího pohybu urazila 5 period pohybu (periodou byl označen úsek, ve kterém se plošina z roviny naklonila vpřed, poté zpět do roviny a nakonec vzad), během vyšší rychlosti náklonu to bylo 11 period.

Skupina č.2 byla natáčena ve stejné místnosti a za stejných podmínek. Nejdříve byla testována v rychlosti náklonu $5^\circ/s$, po přestávce v rychlosti náklonu $2,5^\circ/s$ („counter-balanced“ design pokusu).

Data o postojových korekcích každého zvířete byla tedy získána v několika různých situacích. Pohyb hlavou každého zvířete byl natočen v rychlosti náklonu $2,5^\circ/s$, a to v situaci před stimulováním i po něm a také v rychlosti náklonu $5^\circ/s$, také před i po stimulaci.

Asociační učení

Všechna testovaná zvířata (celkem 38 gekončků, z toho 20 zvířat absolvujících pokusy v MWM a 18 z kontrolní skupiny) byla zpravidla každé dva týdny testována na rychlost asociačního učení při simultánním podání potravy a objektu (stimulu). Tím byl dřevěný světlý korálek na dlouhé kovové jehlici. Jedinci byli umístěni ve svých domovských krabičkách pod kameru v místnosti bez oken a byla jim nabídnuta larva (*Zophobas morio*) simultánně se stimulem (polohou blízko u sebe). Pokud zvíře zaútočilo na larvu, dotklo se automaticky nosní oblastí stimulu. Ilustrační fotografie z tohoto testu je na obrázku č.14, str.54.

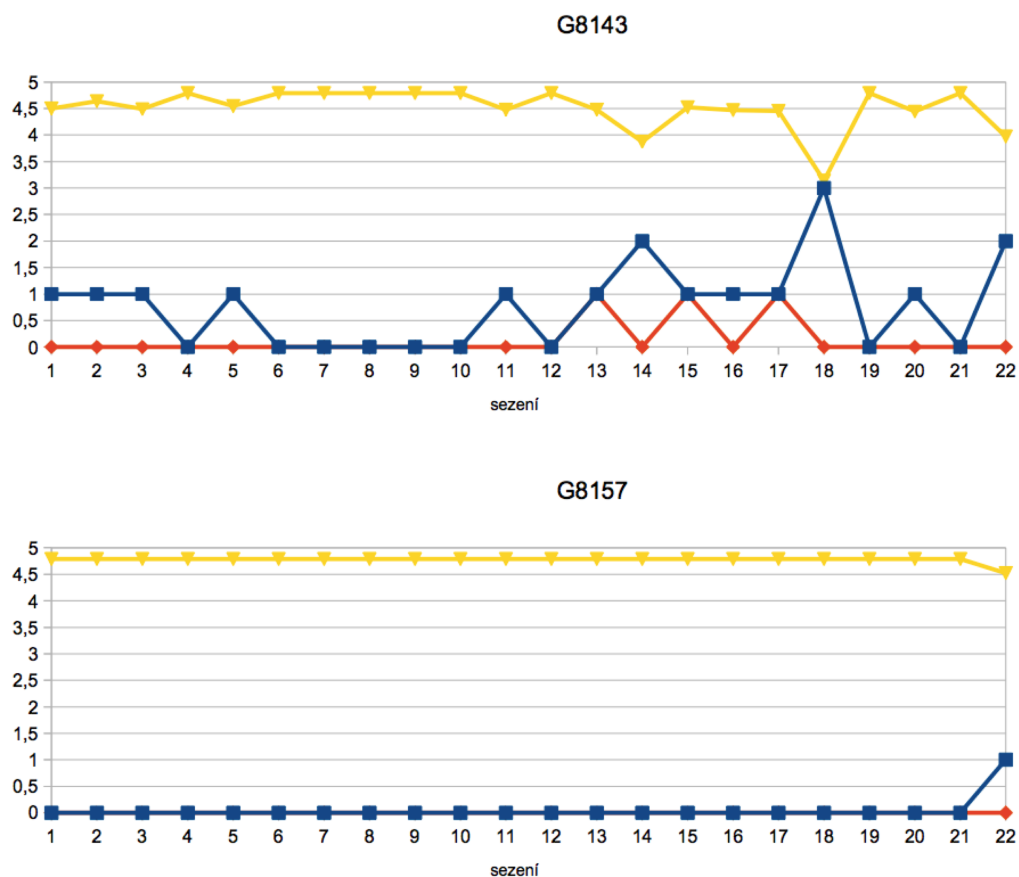
Stimul (korálek) byl zvířeti prezentován po dobu 30 vteřin. Počet prezentací stimulu byl v sezeních stejný, byl s larvou nabídnut vždy třikrát za sezení (tři trialy v jednom sezení) každému zvířeti. Jedinec měl tedy možnost se během jednoho sezení třikrát dotknout stimulu a získat odměnu. Zvířata byla vždy po ukončení sezení nakrmena.

Proběhlo 19 tréninkových sezení a 3 kontrolní, při kterých byl prezentován samotný stimul a odměna (larva) až po případném vlastním dotyku nebo útoku na stimul. Počet nabídnutí stimulu byl opět u všech zvířat během kontrolních sezení stejný, a to třikrát za jedno sezení (devětkrát celkem za všechna kontrolní sezení).

Při testování byla zaznamenávána latence dotyku, počet dotyků a počet útoků na stimul. Pokud se zvíře stimulu nedotklo, bylo zaznamenána maximální latence dotyku (40 vteřin za jeden trial - celkem tedy ve zcela neaktivním sezení mělo zvíře latenci dotyku 120 vteřin). Počet dotyků, útoků a latence dotyku je zobrazena pro každého jedince na grafech v Příloze 2, str. 130. Na obrázku č.15, str.55, je pak ukázka těchto grafů pro dvě zvířata s rozdílnou úspěšností.



Obr.č.14. Fotografie průběhu pokusu asociačního chování. Larva *Zophobas morio* byla prezentována společně s dřevěným korálkem (stimulem) přímo v domovských krabičkách zvířete.



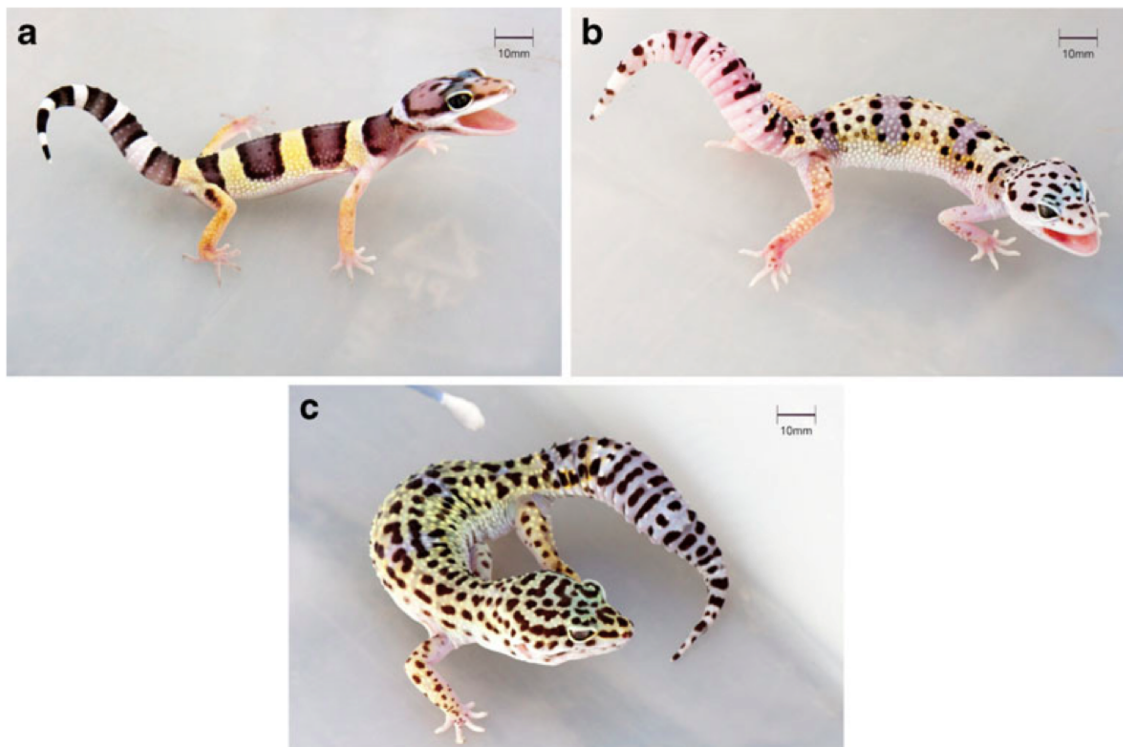
Obr.č.15. Ukázka grafů znázorňujících úspěšnost asociačního učení dvou zvířat. Žlutě je označena zlogaritmovaná latence dotyku v sezení (maximum 120 s, přirozený logaritmus = 4,787), modře počet dotyků a červeně počet útoků v sezení. Poslední tři sezení (20., 21. a 22. sezení) jsou kontrolní (prezentace samotného stimulu). Horní graf vyobrazuje aktivní zvíře (ID G8143), spodní neaktivní (ID8157). Grafy všech jedinců jsou zobrazeny v Příloze 2, str.130.

Test reaktivity

Všechna zvířata byla dvakrát otestována testem reaktivity podle Landová et al., 2013 v závěru všech pokusů. Reaktivní test se prováděl dvakrát, v odstupu dvou týdnů. Každý jedinec byl jednotlivě vložen do většího plastového boxu (o rozměrech 33 x 19 x 16 cm) pod kameru, kde byl desetkrát stimulován silným dotykem vatové tyčinky do sakrální oblasti. Po stimulacích bylo zvíře vyjmuto, vráceno do domovské krabíčky a pokusný box byl omyt.

Během pokusu jsem zaznamenávala jednotlivé prvky defenzivního a útkového chování - pohyby ocasu, vibrování ocasem, bojovný postoj, „freezing“ („zamrznutí“ na místě), vokalizace, útkové chování, běh a šplhání po stěnách. Některé tyto prvky jsou zobrazeny na obrázku č.16.

Z počtu jednotlivých prvků bylo vypočítáno defenzivní a útkové skóre pro každé zvíře (způsob výpočtu je uveden v podkapitole Reaktivita, str.62, kapitola Statistické metody a způsob vyhodnocení).



Obr.č.16. Fotografické ukázky prvků chování při reaktivním testu. Na fotografii A juvenilní vokalizující jedinec ve vysokém defenzivním postoji, na fotografii B subadult v nízkém defenzivním postoji s pohybujícím ocasem, na obrázku C adultní jedinec při útku od stimulu. Převzato z *Landová et al., 2013*.

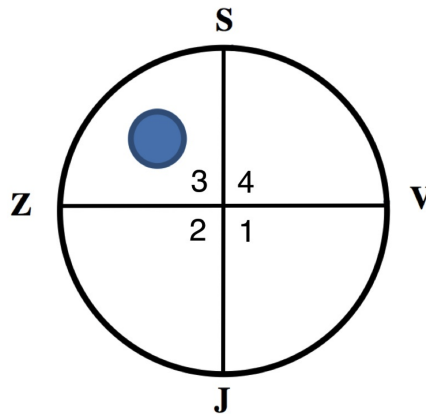
Statistické metody a způsob vyhodnocení

Pro vyhodnocení všech dat byly použity programy Statistica 10 a program R. Všechna data měla rozdělení blízké normálnímu, některé proměnné byly zlogaritmovány (více v podkapitolách jednotlivých testů této kapitoly).

Vliv faktorů byl ověřen v programu R pomocí marginální lineárního modelu (funkce gls, metoda REML - v balíčku nlme), případně byl použit zobecněný lineární model (glm, metoda LM). Vyhodnocení bylo provedeno pro jednotlivé pokusy zvlášť (pro celkový test úspěšnosti byly vloženy průměrné proměnné ze všech testů). Identita zvířete byla do modelu vždy vložena jako náhodný faktor. Dále byla data u všech pokusů porovnávána pomocí Spearmanova korelačního koeficientu k ověření souvislostí mezi jednotlivými proměnnými (kromě samostatných výsledků z experimentální plošiny, které byly takto porovnávány v celkové úspěšnosti). Údaje o celkové úspěšnosti byly navíc analyzovány PCA analýzou. Vysvětlované a vysvětlující proměnné každého pokusu jsou uvedeny níže v samostatných podkapitolách testů.

Pokusy v MWM

K výpočtům délky uplavané dráhy a času stráveného v jednotlivých kvadrantech arény (rozdělení kvadrantů na obrázku č.17, str.58) byl použit program Ethovision XT 11.5. Nejlépe se osvědčil model dynamic s vysokým nastavením jasu (zvířatům byla vždy před sezením pro tyto účely netoxickou bílou barvou označena hlava). Tento program počítá dráhu a čas strávený v aréně a v jejích jednotlivých sektorech přímo z videozáznamu. Data byla vyhodnocena z vybraných fází pokusu M. Voňavkové (celkem 26 sezení) a z retraininku (30 sezení), a to vždy stejným modelem a nastavením programu.. Rozdělení všech fází pokusu je na předešlém obrázku č.10, str.47.



Obr.č.17. Schematické znázornění rozdělení jednotlivých kvadrantů (sektorů, dále označovány jako sektor 1, sektor 2, sektor 3 a sektor 4) při vyhodnocování. Modře označena poloha ostrůvku v sektoru 3. Převzato a upraveno z *Voňavková, 2013*.

Pro vyhodnocování byly plavby rozděleny na jednotlivé fáze učení (trénink, kontrolní sezení ve tmě, závěrečná kontrola a retrénink). Tyto vybrané fáze byly poté rozděleny na první tři sezení, střed a poslední tři sezení, které byly navzájem porovnávány (ilustrativně na obrázku č.18, str.60). První fáze trénink byla vybrána jako fáze učení, tři sezení ve tmě (fáze Dark) jako absolutní kontrola (znemožnění orientace podle mimoarénových značek), fáze závěrečné kontroly jako test paměti (zapamatování si polohy ostrůvku po kratší časové pauze) a fáze retrénink jako fáze určující zapamatování si trasy po delší časové pauze. Vyhodnocovaných plaveb je celkem 56, rozdělení fází na jednotlivé plavby je následující – trénink - Training (1.-20. plavba); kontrolní sezení ve tmě - Dark (21.-23. plavba); závěrečná kontrola - Memorytest 1 (24.-26. plavba); retrénink - Memorytest 2 (27.-56. plavba).

Celkový souhrn dat byl dále rozdělen na dva hlavní soubory – všechny plavby a jen aktivní plavby. Aktivní plavby byly takové, při kterých zvíře celých osm minut (maximální čas plavby v sezení) plavalo v aréně a zároveň nepotřebovalo maximální počet stimulací dřívkem (30) při případném splývání na hladině.

Vysvětlující proměnné v marginálním lineárním modelu byly Typ zvířete (potomci zvířat z volného odchytu v Pákistánu nebo laboratorních jedinců), Poloha startu (podle místa vypuštění zvířete, krátká trasa k cíli - vypuštění ze směru S a Z, nebo dlouhá trasa – ze směru J a V), Počet stimulací během plavby a jednotlivé Fáze pokusu (úseky pokusů

byly rozděleny na počáteční, středové a finální fáze, obrázek č.18, str.60). Vysvětlovanými proměnnými byly Čas dosažení ostrůvku, Celková dráha plavby a uplavaná Dráha a Čas strávený ve třetím sektoru arény (zde se nacházel ostrůvek). Čas dosažení ostrůvku, Celková uplavaná dráha a Počet simulací byly transformovány přirozeným logaritmem.

Údaje o času nalezení ostrůvku, délce dráhy zvířat a rychlosti plavby byly korelovány s číslem sezení (Spearmanova korelace) pro každé zvíře zvlášť k ověření postupného učení jedinců během celého pokusu.

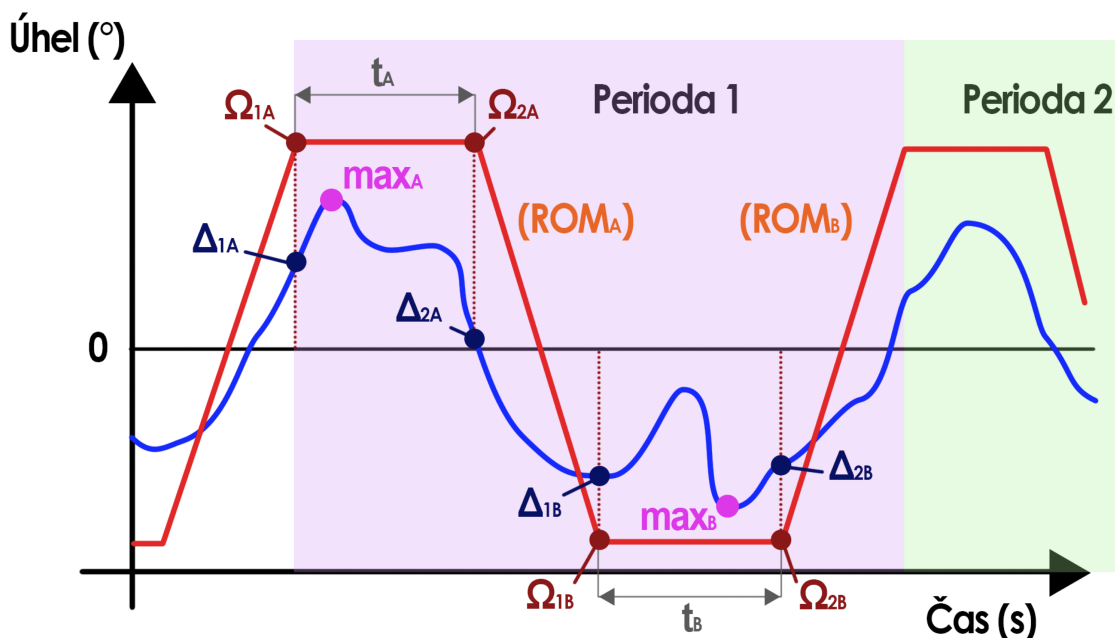
| Fáze | Číslo plavby | Název úseků při vyhodnocení |
|-------------------------|-----------------|-----------------------------|
| TRÉNINK | 1 | S-training |
| | 2 | |
| | 3 | |
| | 4 | centre 1 |
| | 5 | |
| | 6 | |
| | 7 | |
| | 8 | |
| | 9 | |
| | 10 | |
| | 11 | |
| | 12 | |
| | 13 | |
| | 14 | |
| | 15 | |
| | 16 | |
| | 17 | |
| | 18 | |
| KONTROLNÍ SEZENÍ VE TMĚ | 19 | F-training |
| | 20 | |
| ZÁVĚREČNÁ KONTROLA | 21 | Dark |
| | 22 | |
| RETRÉNINK | 23 | Memory test 1 |
| | 24 | |
| | 25 | S-Memory test 2 |
| | 26 | |
| | 27 | |
| | 28 | centre 2 |
| | 29 | |
| | 30 | |
| | 31 | |
| | 32 | |
| | 33 | |
| | 34 | |
| | 35 | |
| | 36 | |
| | 37 | |
| | 38 | |
| | 39 | |
| | 40 | |
| 41 | | |
| 42 | | |
| 43 | | |
| 44 | | |
| 45 | | |
| 46 | | |
| 47 | | |
| 48 | | |
| 49 | | |
| 50 | | |
| 51 | | |
| 52 | | |
| 53 | | |
| 54 | F-Memory test 2 | |
| 55 | | |
| | 56 | |

Obr.č.18. Rozdělení fází a jednotlivých úseků učení v MWM během vyhodnocování včetně názvů později použitých během vyhodnocování (vpravo). V marginálních modelech pro tento pokus byly porovnávány tyto jednotlivé úseky s prvními třemi plavbami zvířete (fáze S-training).

Testování postojových korekcí na plošině

Technická data z měření byla převzata od pracovníků fakulty biomedicínského inženýrství ČVUT (doc. Ing. Patrik Kutilek, Ph.D. a kolektiv), kteří experimentální plošinu sestrojili a obsluhovali. Pohyb plošiny a zaznamenávání probíhalo pouze v sagitální rovině zvířete, přesto kolekce dat nebyla ideální a pro vyhodnocení byla použita jen kompletní data (původní dataset byl tedy zredukován). Vysvětlované proměnné marginálního lineárního modelu byly maximální bod kompenzace při pohybu plošiny vzhůru a dolů (Max A a Max B), dále úhly zvířete na začátku a na konci jednotlivých úseků (Delta 1 a Delta 2), míra kompenzace hlavou v úsecích pohybu plošiny („range of movement“, ROM A a ROM B) a celková délka Trajektorie uražená hlavou zvířete. Vysvětlující proměnné byly Číslo periody, Směr pohybu plošiny (vzhůru - A; dolů - B) a Stimul. V pomalejší rychlosti náklonu plošina urazila 5 period pohybu (periodou byl označen jeden plynulý pohyb plošiny vzhůru a vzad), ve vyšší rychlosti náklonu bylo period 11. Všechny tyto proměnné byly vyhodnocovány zvlášť ve dvou rychlostech náklonu plošiny (2,5°/s a 5°/s). Ilustrativní zobrazení proměnných a pohybu plošiny a zvířete je na obrázku č.19.

Pro každé zvíře byly tedy získány údaje v rychlosti náklonu plošiny 2,5°/s před stimulací i po ní a v rychlosti náklonu 5°/s také před stimulací i po ní.



Obr.č.19. Znázornění pohybu plošiny (červeně) a hlavy zvířete (modře). Max A,B = maximální bod kompenzace, delta 1 A, B a delta 2 A, B = bod kompenzace na začátku a konci úseku pohybu plošiny, ROM A,B = míra kompenzace (rozdíl delt A a B vztahovaný k rozdílu pozice plošiny).

Asociační učení

U testu asociačního učení bylo vysvětlovanou proměnnou zobecněného lineárního modelu Počet dotyků během kontrolních sezení (kontrola naučené asociace během 3 sezení - 9 trialů), vysvětlujícími proměnnými pak byly Počet dotyků za všechna sezení a Defensivní a Útěkové skóre z testu reaktivity.

Dále byly údaje z tohoto testu (Počty dotyků, Počty útoků a Latence dotyku v sezení) zvláště korelovány s číslem sezení pomocí Spearmanovy korelace, aby se ověřila schopnost učení se asociaci pro jednotlivce.

Reaktivita

Binární data z testu reaktivity (prvky chování) byla převedena na skóre defensivního a útěkového chování (součtem prvků chování defensivní a útěkové reaktivity). Ve vyhodnocování výsledků byly reakce shrnuty do dvou typů behaviorální odpovědi na stimul, defensivní a útěkové. Do defensivní reaktivity byly započítány pohyby ocasu, specifický postoj a „freezing“. Do útěkové reaktivity byly zahrnuty útěkové projevy, šplh po stěnách a rychlý běh. Vokalizace nebyla pozorována u žádného zvířete, nebyla tedy do výsledných skóre zahrnuta. Test byl proveden dvakrát a skóre bylo započítáno z obou testů dohromady. Opakovatelnost tohoto testu nebyla vyhodnocována. Každé zvíře mělo obě skóre, protože jedinci mohli projevovat oba typy reaktivity (v některých případech si bylo dokonce defensivní a útěkové skóre rovno).

Skóre obou typů reaktivity (Defensivní a Útěkové skóre) bylo vloženo jako vysvětlující proměnná do ostatních vyhodnocovaných testů a do celkové úspěšnosti (porovnání výsledků ze všech typů testů).

Úspěšnost ve všech testech

Závěrem byla vyhodnocena průměrná data pro každé zvíře ze všech provedených testů dohromady, aby bylo potvrzeno či vyvráceno, zda úspěšnost v určitém typu testu má vliv na úspěšnost v jiné úloze.

Proměnné pro jednotlivé testy byly určeny jako průměrné během všech pokusů a to tak, aby co nejlépe odrážely kognitivní a pohybové schopnosti zvířete. Porovnávanými

proměnnými v PCA analýze a Spearmanově korelaci byly pro test z MWM Průměrná dráha v sezení (logaritmus) a Průměrný čas nalezení ostrůvku v sezení (logaritmus), u testu asociačního učení celkový Počet dotyků za všechna sezení, Počet útoků za všechna sezení (jen v PCA analýze) a Průměrná latence dotyku u všech sezení (logaritmus, jen ve Spearmanově korelaci), dále obě skóre z testu reaktivity (Defensivní a Útěkové skóre) a průměrná míra kompenzace z testování na plošině (ROM) v obou rychlostech náklonu (ROM v rychlosti náklonu 2,5°/s a ROM v rychlosti náklonu 5°/s, ve Spearmanově korelaci byly tyto údaje navíc rozděleny na další proměnné – ROM v rychlosti náklonu 2,5°/s v situaci před a po stimulu a ROM v rychlosti náklonu 5°/s v situaci před a po stimulu).

Tato data byla vyhodnocena i dvěma marginálními lineárními modely, ve kterých byly jako vysvětlované proměnné dosazeny průměrná Dráha a průměrný Čas na sezení z testu v MWM. Vysvětlujícími proměnnými byly u obou modelů Útěkové skóre a celkový Počet dotyků. Do modelů nebylo zahrnuto Defensivní skóre z důvodu těsné negativní korelace s Útěkovým ($r = -0,781$, $P < 0,05$) a ze stejného důvodu i průměrná Latence dotyku z testu asociačního učení (korelace s celkovým Počtem dotyků, $r = -0,990$, $P < 0,05$).

Výsledky

Pokusy v MWM

Marginální lineární model byl použit pro vysvětlovanou proměnnou Čas dosažení ostrůvku (zlogaritmován). Vysvětlujícími proměnnými byly Poloha startu (krátká nebo dlouhá trasa k ostrůvku, způsobená blízkým či vzdáleným místem vypuštění zvířete), Fáze pokusu, Počet stimulací a Typ zvířete. Tento model prokázal, že u plaveb v MWM má na Čas dosažení ostrůvku (zlogaritmován) vliv Poloha startu (ANOVA: $df = 1$, $F = 13,955$, $P < 0,001$), Fáze pokusu (ANOVA: $df = 7$, $F = 76,614$, $P < 0,001$) a Počet stimulací (ANOVA: $df = 1$, $F = 1764,289$, $P < 0,001$). Naopak vliv neměl Typ zvířete (ANOVA: $df = 1$, $F = 0,577$, $P = 0,448$).

Pro jednotlivé fáze a jejich rozdíly v čase byl použit redukovaný modelu bez proměnné Typ zvířete, která na čas dosažení ostrůvku neměla vliv. V tomto modelu se od sebe prokazatelně lišila fáze S-training (úplně první tři plavby zvířete) s s fází Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba; $P = 0,004$), ve které se zvířata ve svém čase nalezení ostrůvku zlepšila. Dále se lišila fáze S-Memory Test 2 (první tři plavby po čtyřměsíční pauze, 27.-29. plavba; $P < 0,001$), ve které se zvířata prokazatelně v čase nalezení ostrůvku zhoršovala. Také se prokazatelně liší Počet stimulací během následujících fází ($P < 0,001$) a vliv na Čas dosažení ostrůvku během fází měla i Poloha startu ($P = 0,028$). Během krátkých tras k ostrůvku zvířata dosahovala rychlejších časů dosažení cíle, zároveň spolu pozitivně souvisel čas strávený v aréně a počet stimulací (tento jev je způsoben neaktivitou některých jedinců – čím déle byli v aréně neaktivní, tím se zároveň zvyšoval počet stimulací). P-hodnoty a koeficienty statistické průkaznosti jsou shrnuty v tabulce č.1, str.67.

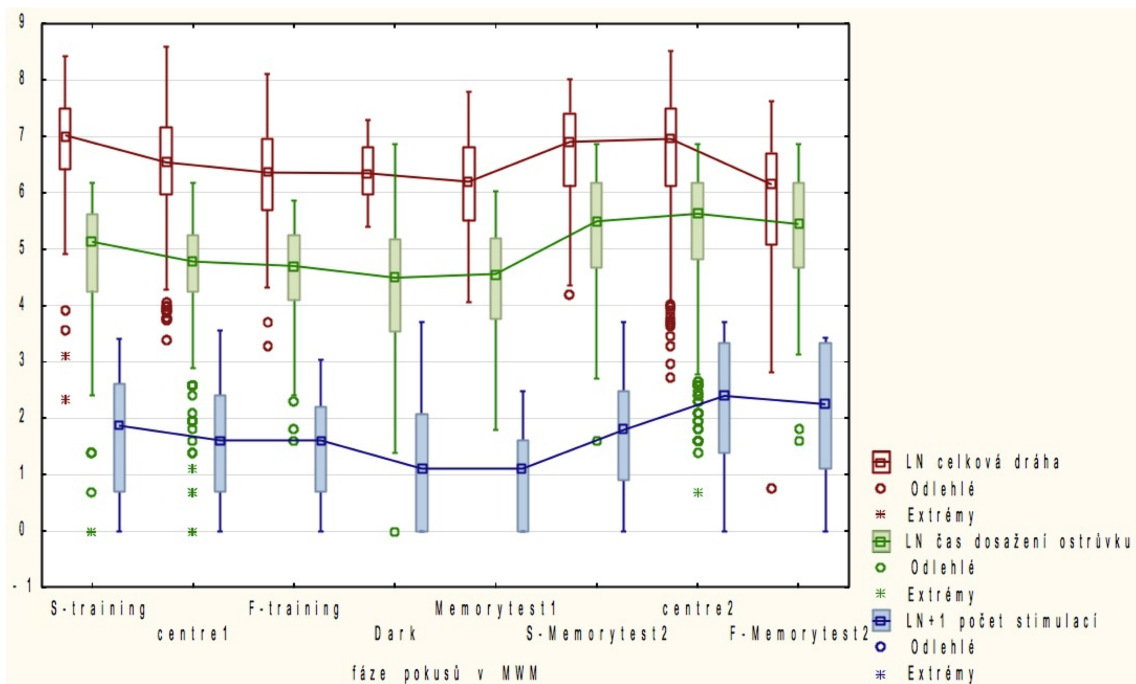
Stejný model byl použit pro vysvětlovanou proměnnou Celková uplavaná dráha (zlogaritmována). Na rozdíl od vysvětlované proměnné Čas dosažení ostrůvku nemá na celkovou dráhu vliv Poloha startu (ANOVA: $df = 1$, $F = 0,357$, $P = 0,55$). Naopak vliv byl potvrzen, stejně jako u Času dosažení ostrůvku, u proměnných Fáze pokusu (ANOVA: $df = 7$, $F = 21,337$, $P < 0,001$) a Počet stimulací (ANOVA: $df = 1$, $F = 860,804$, $P < 0,001$).

Typ zvířete neměl vliv ani na čas dosažení ostrůvku ani na celkovou uplavanou dráhu (ANOVA: $df = 1$, $F = 1,969$, $P = 0,161$).

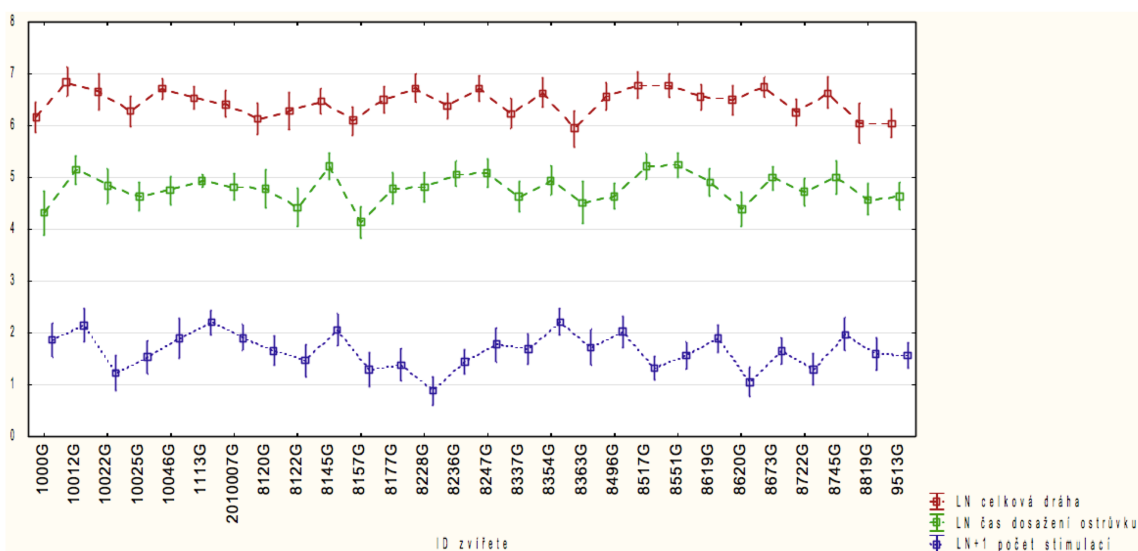
Také u této vysvětlované proměnné se posuzovaly rozdíly mezi jednotlivými fázemi pokusu v redukovaném modelu (bez proměnné Typ zvířete). Významně se lišily od prvního úseku S-training (první tři plavby) všechny následující fáze, kromě fáze Dark (21.-23. plavba) a S-Memorytest2 (první tři plavby po čtyřměsíční pauze, 27.-29. plavba) – lišící se fáze jsou tedy Centre 1 (4.-17. plavba; $P = 0,001$), F-training (18.-20. plavba; $P < 0,001$), Memorytest 1 (závěrečná kontrola po dvou měsících, 24.-26. plavba; $P = 0,003$), Centre 2 (30.-53. plavba; $P < 0,001$) a F-Memorytest 2 (poslední tři plavby, 54.-56. plavba; $P < 0,001$). V těchto fázích se délka dráhy zkracovala. S delší uplavanou dráhou se zvyšoval počet stimulací ($P < 0,001$). P-hodnoty a koeficienty statistické průkaznosti jsou shrnuty v tabulce č.2, str.67.

Na následujícím obrázku č.20, str.66, je grafické znázornění časů dosažení ostrůvku, uplavané dráhy a počtu stimulací v jednotlivých fázích pokusu (mediány). Tento graf ilustruje výsledky marginálních testů pro proměnné Čas dosažení ostrůvku a Celková uplavaná dráha během všech fází pokusu.

Na obrázku č.21, str.66, jsou vyobrazeny průměrné Časy dosažení ostrůvku, Celkové uplavané dráhy a Počty stimulací pro každé zvíře zvlášť ve všech fázích pokusu.



Obr.č.20. Krabicový graf celkové dráhy (červeně), času dosažení ostrůvku (zeleně) a počtu stimulačí v sezení (modře) v jednotlivých fázích experimentu (číselné údaje zlogaritmovány). Spojenými body jsou znázorněny mediány pro všechna zvířata. Na ose X fáze pokusu – S-training (trénink, 1.-3. plavba); Centre 1 (trénink, 4.-17. plavba); F-training (trénink, 18.-20. plavba); Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba); Memorytest 1 (závěrečná kontrola, 24.-26. plavba); S-Memorytest 2 (retrénink, 27.-29. plavba); Centre 2 (retrénink, 30.-53. plavba); F-Memorytest 2 (retrénink, 54.-56. plavba). Ve fázi S-Memorytest2 (první plavby po čtyřměsíční pauze) je viditelný nárůst všech proměnných.



Obr.č.21. Graf průměrů celkové uplavané dráhy (červeně), časů dosažení ostrůvku (zeleně) a počtu stimulačí (modře) (vše zlogaritmováno, osa Y) pro všechny jedince zvlášť (osa X).

Tab.č.1. Koeficienty redukovaného gls modelu (vysvětlovaná proměnná Čas dosažení ostrůvku, zlogaritmována) pro jednotlivé fáze pokusu – Centre 1 (trénink, 4.-17.plavba); F-training (trénink, 18.-20. plavba); Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba); Memorytest 1 (závěrečná kontrola, 24.-26. plavba); S-Memorytest 2 (retrénink, 27.-29. plavba); Centre 2 (retrénink, 30.-53. plavba); F-Memorytest 2 (retrénink, 54.-56. plavba). Srovnáváno s prvními třemi plavbami (fáze S-training). Červeně jsou označeny hodnoty na hladině $P < 0,05$.

| | Hodnota | SE | T-value | P-value |
|---------------------------|----------------|-----------|----------------|----------------|
| (Intercept) | 4,151 | 0,103 | 40,207 | < 0,001 |
| poloha startu | -0,087 | 0,040 | -2,194 | 0,028 |
| fáze Centre1 | -0,052 | 0,092 | -0,560 | 0,575 |
| fáze F-training | -0,021 | 0,115 | -0,182 | 0,856 |
| fáze Dark | -0,341 | 0,117 | -2,913 | 0,004 |
| fáze Memorytest 1 | 0,071 | 0,116 | 0,611 | 0,542 |
| fáze S-Memorytest2 | 0,618 | 0,115 | 5,367 | < 0,001 |
| fáze Centre2 | 0,138 | 0,089 | 1,548 | 0,122 |
| fáze F-Memorytest2 | 0,057 | 0,118 | 0,485 | 0,628 |
| počet stimulací | 0,089 | 0,002 | 42,005 | < 0,001 |

Tab.č.2. Koeficienty redukovaného gls modelu (vysvětlovaná proměnná Celková uplavaná dráha, zlogaritmována) pro jednotlivé fáze pokusu – Centre 1 (trénink, 4.-17.plavba); F-training (trénink, 18.-20. plavba); Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba); Memorytest 1 (závěrečná kontrola, 24.-26. plavba); S-Memorytest 2 (retrénink, 27.-29. plavba); Centre 2 (retrénink, 30.-53. plavba); F-Memorytest 2 (retrénink, 54.-56. plavba). Srovnáváno s prvními třemi plavbami (fáze S-training). Červeně jsou označeny hodnoty na hladině $P < 0,05$.

| | Hodnota | SE | T-value | P-value |
|---------------------------|----------------|-----------|----------------|----------------|
| (Intercept) | 6,196 | 0,156 | 39,604 | < 0,001 |
| poloha startu | -0,027 | 0,040 | -0,666 | 0,505 |
| fáze Centre1 | -0,306 | 0,094 | -3,261 | 0,001 |
| fáze F-training | -0,392 | 0,117 | -3,353 | 0,001 |
| fáze Dark | -0,097 | 0,119 | -0,817 | 0,414 |
| fáze Memorytest 1 | -0,348 | 0,117 | -2,960 | 0,003 |
| fáze S-Memorytest2 | -0,110 | 0,117 | -0,944 | 0,345 |
| fáze Centre2 | -0,521 | 0,090 | -5,763 | < 0,001 |
| fáze F-Memorytest2 | -1,296 | 0,119 | -10,844 | < 0,001 |
| počet stimulací | 0,063 | 0,002 | 29,372 | < 0,001 |

Dále byla stejným modelem otestována délka Času stráveného v sektoru 3 (v tomto sektoru se nacházel ostrůvek, rozdělení sektorů je vyobrazeno na předešlém obrázku č.17, str.58). Tato vysvětlovaná proměnná byla opět zlogaritmována. Vysvětlujícími proměnnými byla Poloha startu (krátká nebo dlouhá trasa k cíli), Fáze pokusu, Počet stimulací a Typ zvířete. Model prokázal, že na dobu strávenou v sektoru 3 nemá vliv Poloha startu (ANOVA: $df = 1$, $F = 3,179$, $P = 0,075$) ani Typ zvířete (ANOVA: $df = 1$, $F = 0,895$, $P = 0,344$). Naopak vliv má Počet stimulací (ANOVA: $df = 1$, $F = 276,644$, $P < 0,001$) (s prodlužujícím se časem stráveným v sektoru 3 se zvyšoval i počet stimulací) a Fáze pokusu (ANOVA: $df = 7$, $F = 18,634$, $P < 0,001$).

V jednotlivých fázích pokusu se lišil Čas strávený ve třetím sektoru ve srovnání s prvními třemi plavbami zvířete (fáze S-training) od fáze Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba; $P < 0,001$) a od posledních třech plaveb zvířete (fáze F-Memorytest 2, 54.-56. plavba; $P = 0,001$). V obou případech se doba strávená v sektoru 3 zkracovala. P-hodnoty a koeficienty statistické průkaznosti jsou shrnuty v tabulce č.3.

Tab.č.3. Koeficienty gls modelu (vysvětlovaná proměnná Čas v sektoru 3, zlogaritmována) pro jednotlivé fáze pokusu – Centre 1 (trénink, 4.-17.plavba); F-training (trénink, 18.-20. plavba); Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba); Memorytest 1 (závěrečná kontrola, 24.-26. plavba); S-Memorytest 2 (retrénink, 27.-29. plavba); Centre 2 (retrénink, 30.-53. plavba); F-Memorytest 2 (retrénink, 54.-56. plavba). Srovnáváno s prvními třemi plavbami (fáze S-training). Červeně jsou označeny hodnoty na hladině $P < 0,05$.

| | Hodnota | SE | T-value | P-value |
|---------------------------|----------------|-----------|----------------|----------------|
| (Intercept) | 3,036 | 0,150 | 20,210 | < 0,001 |
| poloha startu | 0,064 | 0,045 | 1,418 | 0,157 |
| fáze Centre1 | -0,097 | 0,106 | -0,922 | 0,357 |
| fáze F-training | -0,081 | 0,132 | -0,617 | 0,537 |
| fáze Dark | -0,702 | 0,134 | -5,241 | < 0,001 |
| fáze Memorytest 1 | -0,117 | 0,132 | -0,887 | 0,375 |
| fáze S-Memorytest2 | 0,165 | 0,132 | 1,253 | 0,210 |
| fáze Centre2 | -0,070 | 0,102 | -0,688 | 0,492 |
| fáze F-Memorytest2 | -0,539 | 0,134 | -4,015 | 0,001 |
| počet stimulací | 0,040 | 0,002 | 16,659 | < 0,001 |
| typ zvířete | 0,114 | 0,121 | 0,946 | 0,344 |

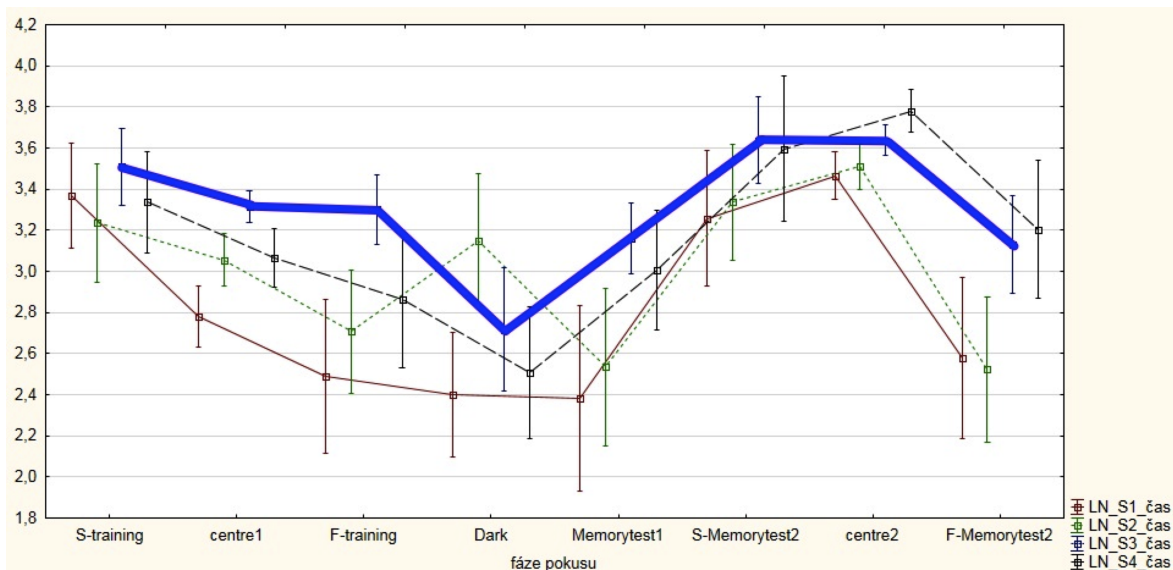
Obdobným modelem byla otestována i Dráha uplavaná ve třetím sektoru (zlogaritmována). Vysvětlující proměnné byly stejné jako u proměnné Čas strávený v sektoru 3. Bylo prokázáno, že na Dráhu uplavanou ve třetím sektoru má vliv Poloha startu (ANOVA: $df = 1$, $F = 5,288$, $P = 0,022$), Počet stimulací (ANOVA: $df = 1$, $F = 244,571$, $P < 0,001$) a Fáze pokusu (ANOVA: $df = 7$, $F = 12,324$, $P < 0,001$). Ani zde nebyl významný Typ zvířete (ANOVA: $df = 1$, $F = 1,760$, $P = 0,185$).

Při vyhodnocení jednotlivých fází se signifikantně lišila uplavaná Dráha ve třetím sektoru od fáze S-training (1.-3. plavba) ve všech následujících fázích (dráha se zkracovala), pouze u fáze F-training (18.-20. plavba) je hodnota hraniční ($P = 0,051$). Vliv Polohy startu mezi jednotlivými fázemi nebyl významný ($P = 0,103$). P-hodnoty a koeficienty statistické průkaznosti jsou shrnuty v tabulce č.4.

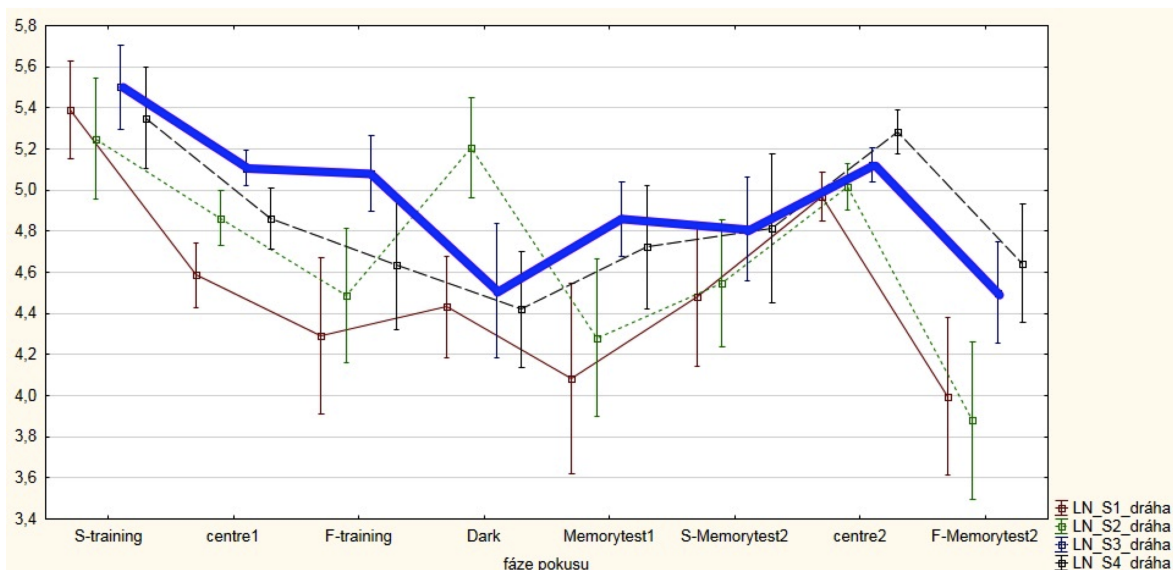
Tab.č.4. Koeficienty gls modelu (vysvětlovaná proměnná uplavaná Dráha v sektoru 3, zlogaritmována) pro jednotlivé fáze pokusu – Centre 1 (trénink, 4.-17.plavba); F-training (trénink, 18.-20. plavba); Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba); Memorytest 1 (závěrečná kontrola, 24.-26. plavba); S-Memorytest 2 (retrénink, 27.-29. plavba); Centre 2 (retrénink, 30.-53. plavba); F-Memorytest 2 (retrénink, 54.-56. plavba). Srovnáváno s prvními třemi plavbami (fáze S-training). Červeně jsou označeny hodnoty na hladině $P < 0,05$.

| | Hodnota | SE | T-value | P-value |
|---------------------------|----------------|-----------|----------------|----------------|
| (Intercept) | 4,935 | 0,172 | 28,658 | < 0,001 |
| poloha startu | 0,082 | 0,050 | 1,630 | 0,103 |
| fáze Centre1 | -0,286 | 0,117 | -2,442 | 0,014 |
| fáze F-training | -0,285 | 0,146 | -1,953 | 0,051 |
| fáze Dark | -0,887 | 0,148 | -5,980 | < 0,001 |
| fáze Memorytest 1 | -0,397 | 0,146 | -2,713 | 0,007 |
| fáze S-Memorytest2 | -0,648 | 0,146 | -4,445 | < 0,001 |
| fáze Centre2 | -0,575 | 0,113 | -5,106 | < 0,001 |
| fáze F-Memorytest2 | -1,159 | 0,149 | -7,785 | < 0,001 |
| počet stimulací | 0,042 | 0,003 | 15,686 | < 0,001 |
| typ zvířete | 0,189 | 0,142 | 1,327 | 0,185 |

Následující dva grafy (obrázek č.22 a č.23, oba na str.70) ilustrují Čas strávený v sektoru 3 a Dráhu uplavanou v sektoru 3 v porovnání s ostatními sektory ve všech fázích pokusu.



Obr.č.22. Graf zobrazující průměry časů ve všech sektorech (LN časů v jednotlivých sektorech, osa Y) během jednotlivých fází pokusu (osa X). Červeně čas strávený v sektoru 1, zeleně v sektoru 2, silně modře v sektoru 3 a černě v sektoru 4. Fáze pokusu (osa X) – S-training (trénink, 1.-3. plavba); Centre 1 (trénink, 4.-17.plavba); F-training (trénink, 18.-20. plavba); Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba); Memorytest 1 (závěrečná kontrola, 24.-26. plavba); S-Memorytest 2 (retrénink, 27.-29. plavba); Centre 2 (retrénink, 30.-53. plavba); F-Memorytest 2 (retrénink, 54.-56. plavba). Graficky upraveno.



Obr.č.23. Graf zobrazující průměry drah ve všech sektorech (LN drah v jednotlivých sektorech, osa Y) během jednotlivých fází pokusu (osa X). Červeně dráha uplavaná v sektoru 1, zeleně v sektoru 2, silně modře v sektoru 3 a černě v sektoru 4. Fáze pokusu (osa X) – S-training (trénink, 1.-3. plavba); Centre 1 (trénink, 4.-17.plavba); F-training (trénink, 18.-20. plavba); Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba); Memorytest 1 (závěrečná kontrola, 24.-26. plavba); S-Memorytest 2 (retrénink, 27.-29. plavba); Centre 2 (retrénink, 30.-53. plavba); F-Memorytest 2 (retrénink, 54.-56. plavba). Graficky upraveno.

Datový soubor byl také vyhodnocován parametrickou Spearmanovou korelací a při ní byla ověřena těsná souvislost mezi Časem dosažení ostrůvku a Celkovou uplavanou dráhou ($r = 0,799$, $P < 0,05$) během aktivních sezení. Dále těsněji koreluje Čas dosažení ostrůvku a Počet stimulací ($r = 0,761$, $P < 0,05$). Celková uplavaná dráha a Počet stimulací korelují již méně těsně ($r = 0,662$, $P < 0,05$). Výsledky korelace jsou zobrazeny v následující tabulce č.5.

Tab.č.5. Spearmanova korelační matice Počtu stimulací, Času dosažení ostrůvku a Celkové uplavané dráhy v sezení. Červeně jsou označené hodnoty významné na hladině $P < 0,05$.

| | průměr | sm.odchylka | počet stimulací | čas dosažení ostrůvku | celková uplavaná dráha |
|-------------------------------|---------------|--------------------|------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| počet stimulací | 7,365 | 7,869 | 1,000 | 0,761 | 0,662 |
| čas dosažení ostrůvku | 180,149 | 137,742 | 0,761 | 1,000 | 0,799 |
| celková uplavaná dráha | 930,327 | 749,873 | 0,662 | 0,799 | 1,000 |

U aktivních plaveb byl Čas dosažení ostrůvku dále korelován jednotlivě Spearmanovou korelací s Číslem sezení – údaje byly korelovány pro každé zvíře zvlášť, abych zjistila, zda se časy nalezení ostrůvku s postupem sezení u jedinců zkracují. Čas nalezení ostrůvku (zlogaritmován) s Číslem sezení negativně nekoreloval u žádného zvířete (žádné zvíře čas nalezení ostrůvku nezkracovalo). U 12 zvířat korelovala data pozitivně, tato zvířata se zhoršovala postupně v čase nalezení cíle. U zbylých zvířat se čas nalezení ostrůvku v průběhu pokusů signifikantně nezměnil, nezlepšovala se ani nezhoršovala (tabulka č.6, str.73). Zvířata se tedy v čase nalezení ostrůvku v pozdějších fázích pokusů v MWM neučila, ale zhoršovala nebo jejich čas nalezení ostrůvku zůstával stejný jako při prvních plavbách.

Spearmanova korelace údajů jednotlivých zvířat byla provedena i pro zlogaritmovanou Celkovou uplavanou dráhu a Číslo sezení, opět abych zjistila, zda jedinci svou dráhu postupně zkracovali. Uplavaná dráha s číslem sezení pozitivně nekorelovala u žádného zvířete, tedy žádné zvíře svou dráhu neprodlužovalo. U 5 zvířat koreluje dráha s číslem sezení negativně, tato zvířata postupně svou dráhu zkracovala.

U těchto 5 zvířat ovšem čas dosažení ostrůvku nekoreloval signifikantně. U ostatních zvířat se délka dráhy v průběhu pokusů neměnila. Některá zvířata tedy svou dráhu k ostrůvku postupně zkracovala, u jiných se její délka oproti prvním plavbám neměnila (tabulka č.6, str.73).

Posledními údaji otestovaným Spearmanovou korelací s Číslem sezení byly Rychlosti plavby jednotlivých zvířat. Rychlost plavby signifikantně u všech zvířat klesala, tedy všechna zvířata se s postupem sezení pohybovala pomaleji. Je zde patrný vliv neaktivity zvířat při plavání, který způsobil prodlužování času hledání ostrůvku, zatímco délka dráhy zůstávala stejná (zvíře se v aréně nepohybovalo, ale jen splývalo volně na hladině - „floating“) (tabulka č.6, str.73).

Celkem shrnuto, určitá zvířata se v čase dosažení ostrůvku postupně zhoršovala (15 jedinců, ID – 1000G, 1113G, 8120G, 8145G, 8177G, 8354G, 836G, 8496G, 8551G, 8619G, 8673G, 10012G, 10025G, 10046G, 2010007G), jiná se zase v délce uplavané dráhy zlepšovala (5 zvířat, ID – 8337G, 8517G, 8620G, 8722G, 8819G). Jedinci, kteří se zhoršovali postupně v čase nalezení ostrůvku délku své dráhy prokazatelně neměnili. Podobně i jedinci, kteří postupně zkracovali svou dráhu se nezlepšovali ani nezhoršovali v čase dosažení ostrůvku oproti prvním plavbám. Rychlost plavby se u všech zvířat s postupem sezení snižovala, což zřejmě odráží jejich snižující se motivaci k nalezení ostrůvku.

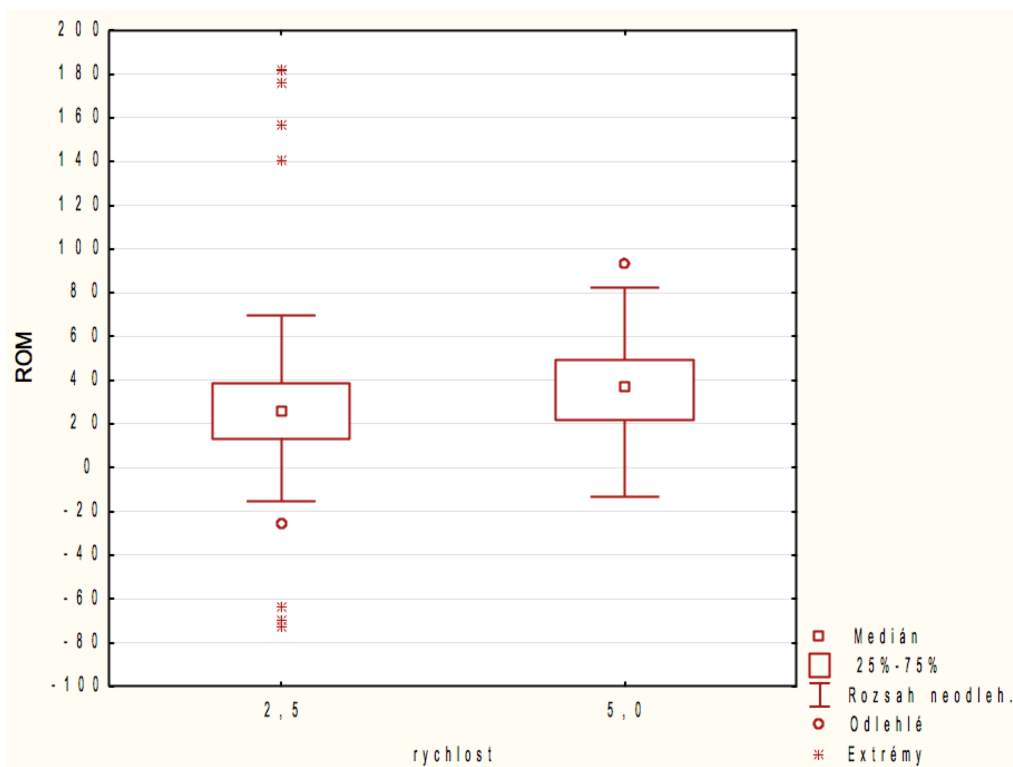
Tab.č.6. Spearmanova korelační matice pro jednotlivce v testu v MWM (Číslo sezení a zlogaritmovaného Času dosažení ostrůvku [čas & sezení], Celkové uplavané dráhy [dráha & sezení] a Rychlosti plavby [rychlost & sezení]). Šedivým pozadím jsou označeny ty údaje, které se s postupem sezení zhoršovaly. Žlutým pozadím jsou označeny údaje, které se prokazatelně zlepšovaly. Červeně jsou označeny hodnoty statisticky významné na hladině $P < 0,05$.

| ID zvířete | čas & sezení | dráha & sezení | rychlost & sezení |
|-------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------------|
| 1000G | 0,530 | 0,080 | -0,616 |
| 1113G | 0,589 | -0,002 | -0,557 |
| 8120G | 0,317 | 0,217 | -0,539 |
| 8122G | 0,251 | -0,101 | -0,508 |
| 8145G | 0,367 | 0,088 | -0,559 |
| 8157G | 0,042 | -0,197 | -0,547 |
| 8177G | 0,385 | 0,057 | -0,480 |
| 8228G | 0,235 | 0,076 | -0,466 |
| 8236G | 0,171 | -0,097 | -0,606 |
| 8247G | 0,260 | -0,109 | -0,384 |
| 8337G | 0,038 | -0,322 | -0,544 |
| 8354G | 0,595 | 0,179 | -0,498 |
| 8363G | 0,370 | 0,143 | -0,527 |
| 8496G | 0,456 | 0,105 | -0,460 |
| 8517G | 0,065 | -0,312 | -0,575 |
| 8551G | 0,467 | 0,164 | -0,330 |
| 8619G | 0,427 | 0,075 | -0,638 |
| 8620G | -0,052 | -0,285 | -0,544 |
| 8673G | 0,319 | 0,102 | -0,486 |
| 8722G | -0,060 | -0,286 | -0,431 |
| 8745G | 0,238 | -0,021 | -0,457 |
| 8819G | 0,198 | -0,299 | -0,556 |
| 9513G | 0,109 | -0,193 | -0,437 |
| 10012G | 0,516 | 0,174 | -0,631 |
| 10022G | 0,231 | -0,149 | -0,492 |
| 10025G | 0,393 | 0,132 | -0,270 |
| 10046G | 0,616 | 0,147 | -0,564 |
| 2010007G | 0,303 | -0,008 | -0,379 |

Postojové korekce

Data z experimentální plošiny byla vyhodnocována opět marginálním lineárním modelem (funkce gls, metoda REML - v balíčku nlme), do kterého byla identita zvířete vložena jako náhodný faktor. K vyhodnocení byla použita pouze data těch zvířat, která byla kompletní a nechyběl v nich žádný údaj.

Vysvětlovanými proměnnými byli Max (maximální bod kompenzace hlavou během pohybu), Delta 1 a Delta 2 (úhly hlavy zvířete na začátku a na konci jednotlivých úseků), míra kompenzace ROM („range of movement“, úhel uražený hlavou zvířete dělen úhlem uraženým plošinou) a celková délka trajektorie hlavy zvířete oproti celkové trajektorii plošiny (dále označována jako Trajektorie zvířete). Jako vysvětlující proměnné byly vloženy Číslo periody, Směr pohybu plošiny (vzhůru, dolů) a Stimul. Všechny tyto proměnné byly vyhodnocovány ve dvou rychlostech náklonu plošiny zvlášť (rychlost 2,5°/s a 5°/s). Na obrázku č.24 je zobrazen rozsah kompenzace (ROM) v obou rychlostech náklonu zvlášť.



Obr.č.24. Graf znázorňující průměrný ROM (v % oproti úhlu plošiny, osa Y) všech zvířat zvlášť v obou rychlostech náklonu (osa X). Prázdným bodem je označen medián.

V rychlosti náklonu 2,5°/s na maximální bod kompenzace (Max) neměla vliv žádná vysvětlovaná proměnná. Stejně tomu bylo u proměnných Delta 1 a Delta 2. Prokazatelný výsledek byl jen u proměnné ROM, a to vliv Stimulu (ANOVA: $df = 1$, $F = 11,006$, $P = 0,001$) a u Trajektorie zvířete, u které byl také prokázán vliv Stimulu (ANOVA: $df = 1$, $F = 4,382$, $P = 0,038$). Jak u proměnné ROM (hodnota = 14,077, SE = 4,243, T-value = 3,318, $P = 0,001$), tak i u Trajektorie zvířete (hodnota = 8,775, SE = 4,192, T-value = 2,093, $P = 0,038$) se pohyb hlavou po stimulaci zvýšil.

V rychlosti náklonu 5°/s byly výsledky obdobné, avšak Stimul v této rychlosti nemá signifikantní funkci u žádné vysvětlované proměnné. Vliv proměnných byl prokázán opět jen u ROM (vliv Číslo periody, ANOVA: $df = 8$, $F = 2,134$, $P = 0,031$) a u Trajektorie zvířete (vliv Číslo periody, ANOVA: $df = 8$, $F = 58,684$, $P < 0,001$).

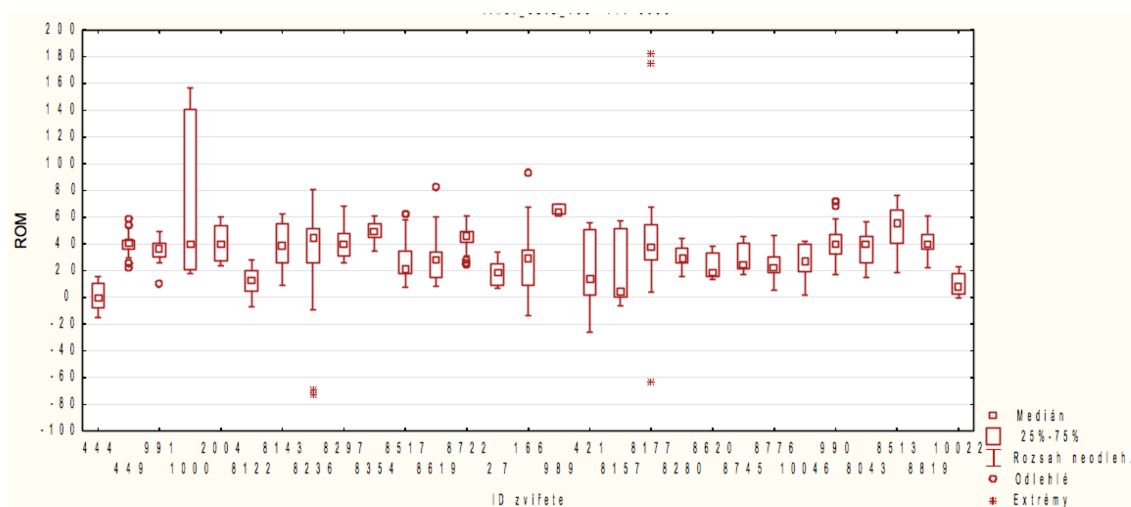
Signifikantně lišící se perioda byla pro ROM ve vyšší rychlosti náklonu perioda číslo 7 (hodnota = 5,261, SE = 2,716, T-value = 1,937, $P = 0,054$), při které byl úhel zvířete vyšší, než při periodě číslo 1. Ostatní periody se prokazatelně nelišily.

Pro trajektorii zvířete byly signifikantně rozdílné od první periody všechny nadcházející periody, zvíře v nich hlavou pohybovalo méně. Zvířata tedy ve vyšší rychlosti náklonu plošiny kompenzovala více v periodě 7 (7. perioda z 11) a zároveň méně pohybovala hlavou ve všech periodách (oproti první periodě). P-hodnoty a koeficienty statistické průkaznosti pro Trajektorii zvířete v rychlosti náklonu 5°/s jsou shrnuty v tabulce č.7, str.76.

Graf sloužící k ilustraci rozdílných individuálních rozsahů kompenzace jednotlivých zvířat je uveden na obrázku č.25, str.76.

Tab.č.7. Koeficienty gls modelu pro experimentální plošinu v rychlosti náklonu 5°/s (vysvětlovaná proměnná Trajektorie zvířete) pro jednotlivé periody. Srovnáváno s první periodou pohybu. Červeně jsou označeny hodnoty na hladině $P < 0,05$.

| | Hodnota | SE | T-value | P-value |
|--------------------|----------------|-----------|----------------|----------------|
| (Intercept) | 177,928 | 5,672 | 31,368 | < 0,001 |
| perioda 2 | -66,330 | 4,314 | -15,376 | < 0,001 |
| perioda 3 | -67,795 | 4,000 | -16,948 | < 0,001 |
| perioda 4 | -59,502 | 3,923 | -15,166 | < 0,001 |
| perioda 5 | -53,711 | 3,850 | -13,951 | < 0,001 |
| perioda 6 | -58,656 | 3,769 | -15,562 | < 0,001 |
| perioda 7 | -64,127 | 3,722 | -17,228 | < 0,001 |
| perioda 8 | -61,545 | 3,715 | -16,567 | < 0,001 |
| perioda 9 | -64,159 | 3,832 | -16,742 | < 0,001 |
| směr pohybu | -1,024 | 1,768 | -0,579 | 0,563 |
| stimul | -2,942 | 2,013 | -1,461 | 0,145 |



Obř.č.25. Krabicový graf znázorňující mediány (prázdné body) ROM (míra kompenzace, osa Y) v procentuálním vyjádření oproti úhlu plošiny pro jednotlivá zvířata (osa X) v obou rychlostech náklonu.

Reaktivita

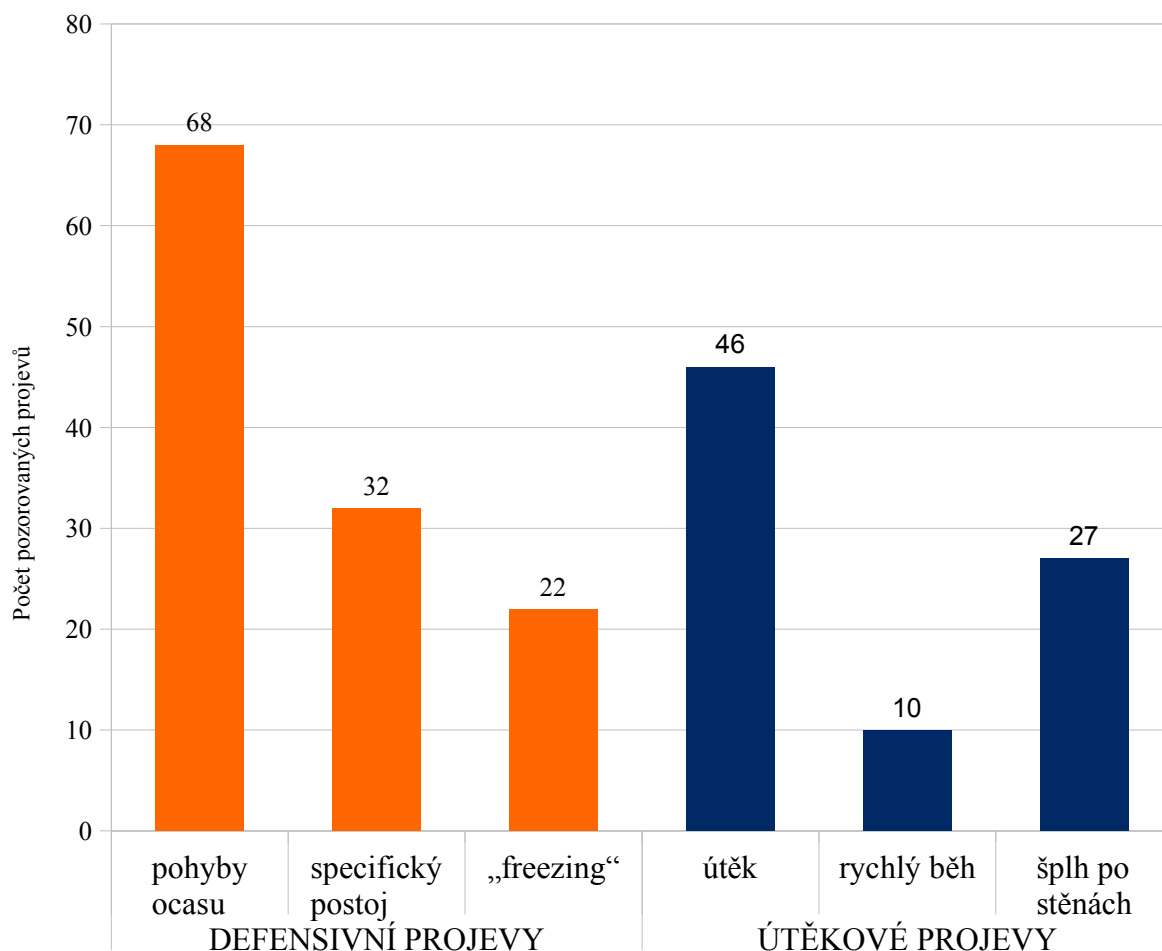
U zvířat byla součtem prvků dvou typů chování během testu určeno kvalitativně i kvantitativně reaktivní skóre (Defensivní a Útěkové skóre). Míra tohoto skóre odráží ochotu reagovat na stimul (odvážnost). Jednotlivé prvky chování byly samostatně binárně skórovány a celkové skóre bylo dosaženo součtem prezentovaných prvků během obou sezení. Do defensivního (ofensivního) skóre byly započítány tyto prvky chování - pohyby ocasu, specifický postoj a „freezing“. Do útěkového skóre byly zahrnuty útěkové projevy, šplh po stěnách a rychlý běh. Častost pozorování prvků je vyobrazena na frekvenčním grafu na obrázku č.26, str.78. Během reaktivní testu byly nejčastějšími projevy pohyby ocasu (68 pozorování, defensivní prvek chování) a útěkové projevy (46 pozorování, útěkový prvek chování). Reaktivitu lze tedy považovat za osobnostní typ testu, i z důvodu rozdělení testovaných zvířat na dvě skupiny, jejichž projevy byly odlišné.

Zvířata mohla projevovat prvky chování z obou skupin (defensivní i útěkové prvky), pro každé zvíře byly tedy použity sumy obou typů chování (bylo získáno Defensivní i Útěkové reaktivní skóre pro každé zvíře).

Ze 40 otestovaných zvířat je 26 jedinců s převažující defensivní (ofensivní) strategií a 11 s převážnou strategií útěkovou (u 3 jedinců si byla obě skóre rovna).

Skóre obou typů reaktivity bylo zahrnuto do vyhodnocení ostatních experimentů.

Vliv typu reaktivity zvířete na výkon v MWM byl vyhodnocen pomocí Spearmanovy korelace. Korelace Defensivního a Útěkového skóre s Celkovou uplavanou dráhou a Časem dosažení ostrůvku však není signifikantní. Korelace s Počtem stimulací sice prokazatelná je, ale je na velmi nízké úrovni. Celkové tendence jsou ale i tak patrné – u zvířat s vyšším defensivním skóre je Čas dosažení ostrůvku i Celková uplavaná dráha kratší a Počet stimulací nižší (záporné hodnoty, tabulka č.8, str.78).



Obr.č.26. Frekvenční graf jednotlivých prvků chování (součet za obě sezení) vyhodnocovaných během testu reaktivity. Na ose X jednotlivé prvky chování - oranžovou barvou jsou označeny prvky defenzivní, modrou prvky útěkové. Údaje o počtu pozorovaných prvků chování jsou pak na ose Y.

Tab.č.8. Spearmanova korelační matice hodnot z MWM (modře) - Číslo sezení, Celkové uplavané dráhy (zlogaritmována), Času dosažení ostrůvku (zlogaritmován), počtu stimulací (zlogaritmován) a údajů z testu reaktivity (růžově) - Defenzivní a Útěkové skóre. Červeně jsou označeny hodnoty statisticky významné na hladině $P < 0,05$.

| | číslo sezení | defenzivní skóre | útěkové skóre |
|----------------------------------|--------------|------------------|---------------|
| LN celková uplavaná dráha | -0,026 | -0,017 | 0,013 |
| LN čas dosažení ostrůvku | 0,291 | -0,038 | 0,039 |
| LN+1 počet stimulací | 0,212 | -0,073 | 0,080 |

Asociační učení

Při vyhodnocování úspěšnosti zvířat v testu asociačního učení byl použit zobecněný lineární model pro Poissonovo rozdělení (funkce glm). Identita zvířete byla do modelu opět vložena jako náhodný faktor. Křivky učení vyjádřené jako počet dotyků, útoků a latence dotyku za všechna sezení pro jednotlivá zvířata jsou uvedeny v Příloze 2, str.130.

Vysvětlovanou proměnnou byl počet dotyků při třech kontrolních sezeních (Počet dotyků [kontroly]), vysvětlujícími pak byl počet dotyků za všechna sezení (Počet dotyků [všechna sezení]) a Defensivní a Útěkové skóre z testu reaktivity. Podle testu ANOVA má na Počet dotyků při kontrolních sezeních (prezentace samotného stimulu) signifikantní vliv Počet dotyků během všech sezení ($P < 0,001$) a Defensivní skóre ($P = 0,013$). Útěkové skóre chování má vliv na hranici průkaznosti ($P = 0,055$).

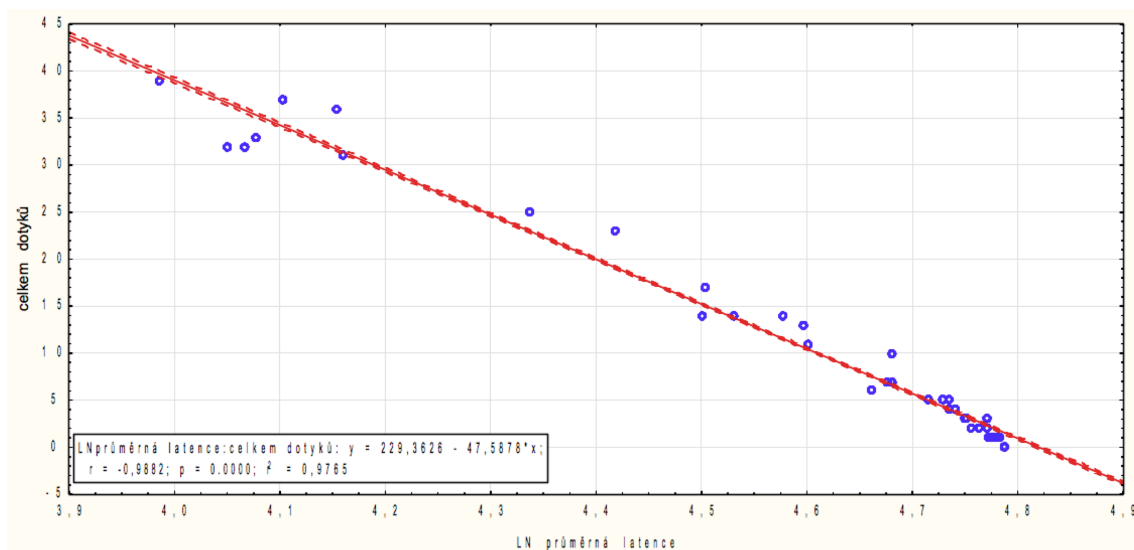
Grafy pro průměrný počet dotyků všech zvířat na sezení a průměrnou logaritmovanou latenci dotyku na sezení jsou zobrazeny na obrázku č.28, str.81 (průměrný Počet dotyků) a na obrázku č.29, str.82 (průměrná Latence dotyku).

Vzájemný vztah proměnných (Počet dotyků a Latence dotyku během tréninkových a kontrolních sezení) byl otestován Spearmanovou korelací. Počet dotyků za všechna sezení těsně negativně koreluje s Latencí dotyku za všechna sezení ($r = -0,990$, $P < 0,05$). Graficky je tato korelace znázorněna na obrázku č.27, str.81.

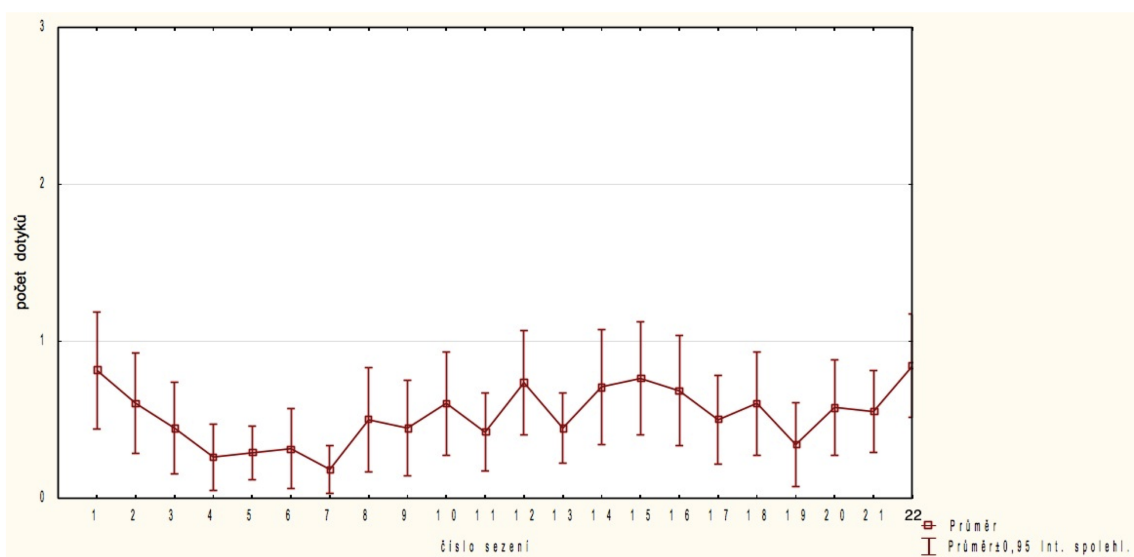
Počet dotyků za všechna sezení koreluje s Počtem dotyků během kontrolních sezení ($r = 0,658$, $P < 0,05$). Počet dotyků během tréninkových sezení a Počet dotyků během kontrolních sezení korelují volněji ($r = 0,520$, $P < 0,05$), podobně je tomu u Latencí dotyků během tréninkových a kontrolních sezení ($r = 0,458$, $P < 0,05$). Latence dotyku během kontrolních sezení negativně koreluje s Defensivním skóre z reaktivního testu ($r = -0,587$, $P < 0,05$) a naopak pozitivně se skóre Útěkovým ($r = 0,605$, $P < 0,05$). Zvířata s defensivní reaktivitou tedy měla kratší latence dotyku během kontrolních sezení. Skóre obou typů reaktivity spolu těsně negativně korelují ($r = -0,756$, $P < 0,05$). Spearmanova korelační matice pro tyto proměnné je v následující tabulce č.9, str.80.

Tab.č.9. Spearmanova korelační matice pro test asociačního učení (Počty dotyků a Latence dotyku během tréninkových, kontrolních a všech sezení) a reaktivní (Defensivní a Útěkové) skóre. Typ pokusu je barevně označen – růžově data z testu reaktivity, oranžově z testu asociačního učení. Červeně jsou označeny hodnoty na hladině $P < 0,05$.

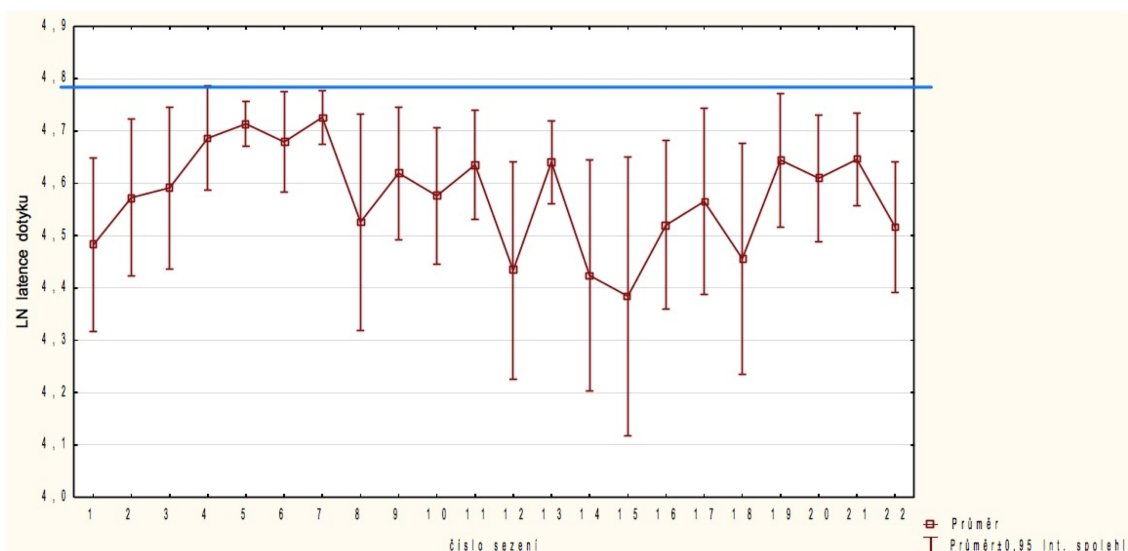
| | defensivní skóre | útěkové skóre | počet dotyků (všechna sezení) | počet dotyků (kontroly) | počet dotyků (trénink) | LN latence dotyku (všechna sezení) | LN latence dotyku (kontroly) | LN latence dotyku (trénink) |
|------------------------------------|------------------|---------------|-------------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------------------|------------------------------|-----------------------------|
| defensivní skóre | 1,000 | -0,756 | 0,422 | 0,510 | 0,362 | -0,409 | -0,587 | -0,361 |
| útěkové skóre | -0,756 | 1,000 | -0,470 | -0,560 | -0,408 | 0,444 | 0,605 | 0,396 |
| počet dotyků (všechna sezení) | 0,422 | -0,470 | 1,000 | 0,658 | 0,968 | -0,990 | -0,596 | -0,961 |
| počet dotyků (kontroly) | 0,510 | -0,560 | 0,658 | 1,000 | 0,520 | -0,629 | -0,943 | -0,521 |
| počet dotyků (trénink) | 0,362 | -0,408 | 0,968 | 0,520 | 1,000 | -0,963 | -0,467 | -0,994 |
| LN latence dotyku (všechna sezení) | -0,409 | 0,444 | -0,990 | -0,629 | -0,963 | 1,000 | 0,570 | 0,969 |
| LN latence dotyku (kontroly) | -0,587 | 0,605 | -0,596 | -0,943 | -0,467 | 0,570 | 1,000 | 0,458 |
| LN latence dotyku (trénink) | -0,361 | 0,396 | -0,961 | -0,521 | -0,994 | 0,969 | 0,458 | 1,000 |



Obr.č.27. Graf korelace pro počet dotyků ve všech sezeních asociačního učení (osa Y) a logaritmus průměrné latence dotyku ve všech sezeních (osa X).



Obr.č.28. Graf průměrů počtu dotyků všech zvířat (osa Y) na jednotlivá sezení (osa X, poslední tři sezení jsou kontrolní, prezentace samotného stimulu).



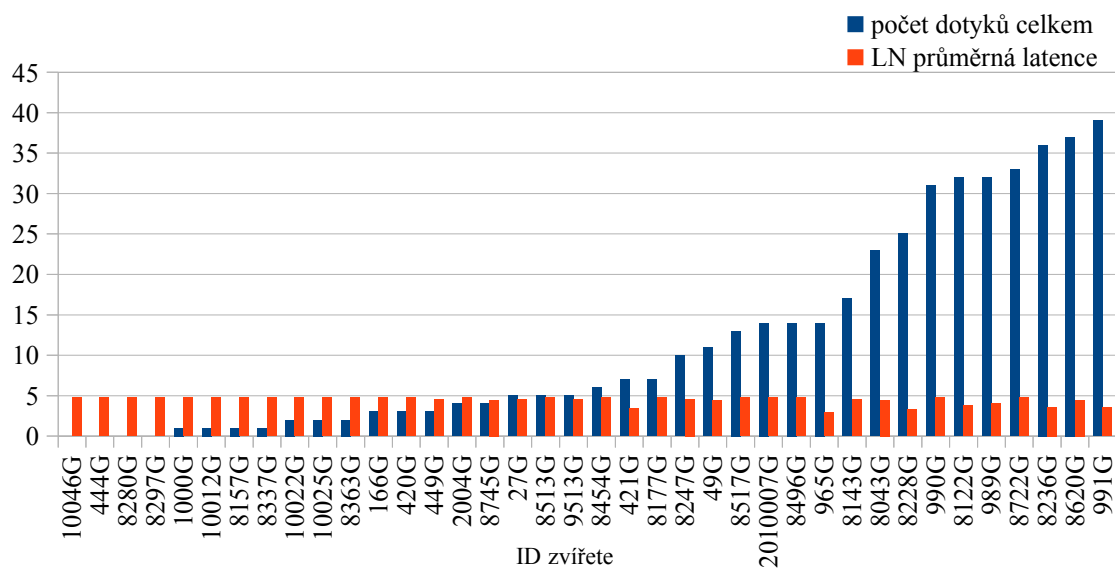
Obr.č.29. Graf průměrů latence dotyku (osa Y, zlogaritmována) na jednotlivá sezení (osa X, poslední tři sezení jsou kontrolní, prezentace samotného stimulu). Maximální latence dotyku (zvíře se stimulu nedotklo) je označena modrou linkou (hodnota 4,787 = přirozený logaritmus ze 120 s, což byla maximální doba prezentace stimulu).

Schopnost a rychlost asociačního učení během procesu klasického podmiňování byla ověřena Spearmanovou korelací Číslo sezení a Počtu dotyků, Počtu útoků a Latencí dotyku pro jednotlivá zvířata. Předpokladem bylo, že rychleji se učící jedinci mají korelační koeficient kladný a vyšší (Počet dotyků) a u Latencí dotyku záporný (latence dotyku stimulu se s postupem učení zkracuje). Z 38 zvířat se Počet dotyků prokazatelně zvyšoval s počtem sezení u 5 jedinců (ID – 2010007G, 8122G, 8496G, 8513G, 990G). U 2 zvířat se Počet dotyků snižoval (ID – 27G, 8228G). Počet útoků se zvyšoval u 2 zvířat (ID – 8122G, 8620G), Latence dotyku se snižovala u 6 jedinců (ID - 2010007G, 8122G, 8496G, 8513G, 8620G, 990G) a u 1 se zvyšovala (ID - 27G). Přehled všech korelačních koeficientů je v tabulce č.10, str.83.

Grafické znázornění Počtu dotyků za všechna sezení a zlogaritmované průměrné Latence dotyku pro všechna zvířata je zobrazeno na obrázku č.30, str.84. Nejvyšší počet dotyků za všechna sezení měla tato zvířata – ID 8236G (36 dotyků), 8620G (37 dotyků), a 991G (39 dotyků). Nejvyšší možný počet za všechna sezení byl 66 dotyků.

Tab.č.10. Spearmanova korelační matice asociačního učení (Počet dotyků, Počet útoků a Latence dotyku ku Číslu sezení). V posledním sloupci je uveden celkový počet dotyků za tři kontrolní sezení (prezentace samotného stimulu, maximum bylo 9 dotyků). Významné korelace jsou označeny barevně - zlepšující se faktory žlutou barvou, zhoršující se šedou barvou. Prázdná pole jsou známkou stejné odpovědi během všech sezení (žádný dotyk, útok a maximální doba latence dotyku). Červeně jsou označeny hodnoty statisticky významné na hladině $P < 0,05$.

| ID zvířete | počet dotyků & sezení | počet útoků & sezení | latence dotyku & sezení | počet dotyků v kontrolních sezeních |
|------------|-----------------------|----------------------|-------------------------|-------------------------------------|
| 1000G | 0,327 | | -0,327 | 1 |
| 10012G | 0,155 | 0,155 | -0,155 | 0 |
| 10022G | -0,155 | -0,155 | 0,155 | 0 |
| 10025G | 0,025 | | -0,145 | 1 |
| 10046G | | | | 0 |
| 166G | 0,136 | | -0,139 | 1 |
| 2004G | 0,167 | | -0,185 | 2 |
| 2010007G | 0,573 | 0,120 | -0,567 | 6 |
| 27G | -0,557 | -0,224 | 0,532 | 0 |
| 420G | 0,261 | -0,155 | -0,249 | 1 |
| 421G | -0,343 | | 0,362 | 1 |
| 444G | | | | 0 |
| 449G | 0,073 | -0,361 | 0,153 | 1 |
| 49G | -0,149 | -0,059 | 0,105 | 1 |
| 8043G | 0,033 | 0,030 | 0,048 | 3 |
| 8122G | 0,471 | 0,567 | -0,512 | 6 |
| 8143G | 0,302 | 0,219 | -0,372 | 3 |
| 8157G | 0,361 | | -0,361 | 1 |
| 8177G | 0,193 | 0,050 | -0,194 | 0 |
| 8228G | -0,456 | -0,089 | 0,404 | 0 |
| 8236G | -0,246 | 0,124 | 0,223 | 6 |
| 8247G | 0,415 | 0,026 | -0,386 | 5 |
| 8280G | | | | 0 |
| 8297G | | | | 0 |
| 8337G | 0,292 | | -0,292 | 1 |
| 8363G | 0,399 | | -0,343 | 1 |
| 8454G | 0,382 | 0,299 | -0,270 | 1 |
| 8496G | 0,484 | 0,261 | -0,442 | 2 |
| 8513G | 0,530 | | -0,543 | 5 |
| 8517G | -0,097 | -0,039 | 0,122 | 1 |
| 8620G | 0,415 | 0,510 | -0,495 | 6 |
| 8722G | -0,151 | 0,043 | 0,131 | 2 |
| 8745G | 0,059 | | -0,004 | 1 |
| 9513G | -0,104 | -0,199 | 0,076 | 0 |
| 965G | -0,227 | 0,031 | 0,232 | 0 |
| 989G | 0,042 | -0,136 | -0,012 | 5 |
| 990G | 0,501 | 0,394 | -0,444 | 7 |
| 991G | -0,185 | 0,282 | 0,211 | 4 |



Obr.č.30. Grafické znázornění celkového počtu dotyků (modře) a zlogaritmované průměrné latence dotyku (modře, logaritmus maximální latence dotyku = 4,787) na ose Y pro všechna zvířata (osa X). Zvířata byla seřazena od nejnižšího počtu dotyků.

Úspěšnost ve všech testech

U každého zvířete byly za každý test (plavby v MWM, postojové korekce, asociační učení, test reaktivity) určeny dvě průměrné proměnné vyjadřující nejlépe individuální celkovou úspěšnost v každém typu testu. Jako proměnné za test v MWM (úkolem bylo nalézt ostrůvek) byly určeny průměrný čas nalezení ostrůvku za sezení (Čas/sezení) a průměrná uplavaná dráha za sezení (Dráha/sezení). Za asociační učení byly dosazeny celkové počty dotyků (Počet dotyků) a útoků (Počet útoků) za všechna sezení. Tyto proměnné nebyly rozdělovány na tréninkové a kontrolní z důvodu vzájemné korelace těchto typů sezení. Za test reaktivity pak bylo dosazeno Útěkové a Defensivní skóre (vypočítané ze sumy binárně kódovaných prvků jednotlivých typů reaktivity), z výsledků testu postojových korekcí byly jako proměnné určeny průměrné míry kompenzace (ROM) zvláště v obou rychlostech náklonu (ROM v rychlosti náklonu 2,5°/s – ROM 2,5 a ROM v rychlosti náklonu 5°/s – ROM 5).

Tyto proměnné pak byly otestovány pomocí PCA analýzy. Osa PC1 této analýzy vysvětluje 51,80 % variability a nejvíce s ní pozitivně korelují proměnné z testu asociačního učení – Počet dotyků ($r = 0,869$), Počet útoků ($r = 0,822$) ze všech sezení a Defensivní skóre z testu reaktivity ($r = 0,813$). Nejsilnější negativní korelace s osou PC1

je pak u proměnné z MWM průměrný Čas za sezení ($r = -0,907$) a u Útěkového skóre z testu reaktivity ($r = -0,878$). Osa je tedy tvořena zejména testem asociace a Defensivním skóre a proti nim se na ose nachází proměnná z MWM (Čas/sezení) a Útěkové skóre. Je zde tedy souvislost defensivní reaktivity a výkonu v asociačním učení, a také spojitost útěkové reaktivity a délky hledání ostrůvku v MWM.

Na ose PC1 je patrný protichůdný vliv ROM 5 na výkon v MWM (Čas a Dráha/sezení), naopak ROM 2,5 s tímto výkonem koreluje lépe. Schopnost kompenzace v nižší rychlosti náklonu (ROM 2,5) tedy souvisí s výkonem zvířete v MWM.

Osa PC2 této analýzy vysvětluje 19,43 % variability a nejsilněji s ní koreluje míra kompenzace na plošině - ROM 2,5 ($r = 0,834$) a poté ROM 5 ($r = 0,435$). Negativní korelace s touto osou mají proměnné Defensivní skóre ($r = -0,433$) a průměrná Dráha na sezení z testu v MWM ($r = -0,389$). Tato osa je tedy tvořena hlavně údaji o míře kompenzace a na druhé straně pak defensivní reaktivitou a průměrnou délkou dráhy v MWM. Výkon v MWM je tedy ovlivňován mírou kompenzace i defensivní reaktivitou zvířete.

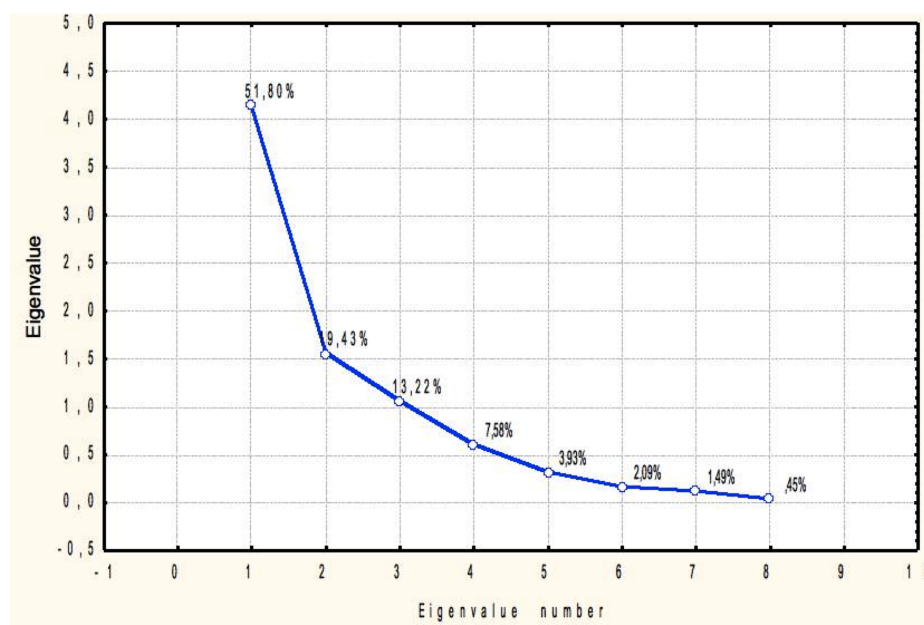
U osy PC3 (vysvětlující 13,22 % variability) je nejsilnější korelace s průměrnou Dráhou za sezení z testu v MWM ($r = 0,764$), dále pak se schopností kompenzovat pohyb plošiny při vyšších rychlostech - ROM 5 ($r = 0,542$). I zde se tedy potvrzuje spojitost výkonu v MWM a míry kompenzace.

Korelační matice proměnných s faktory a Eigenvalue (graficky na obrázku č.31, str.86) všech os jsou vypsány v tabulce č.11, str.86. Grafické zobrazení PCA analýzy je níže - osy PC1 a PC2 na obrázku č.32, str.87, a osy PC2 a PC3 na obrázku č.33, str.88.

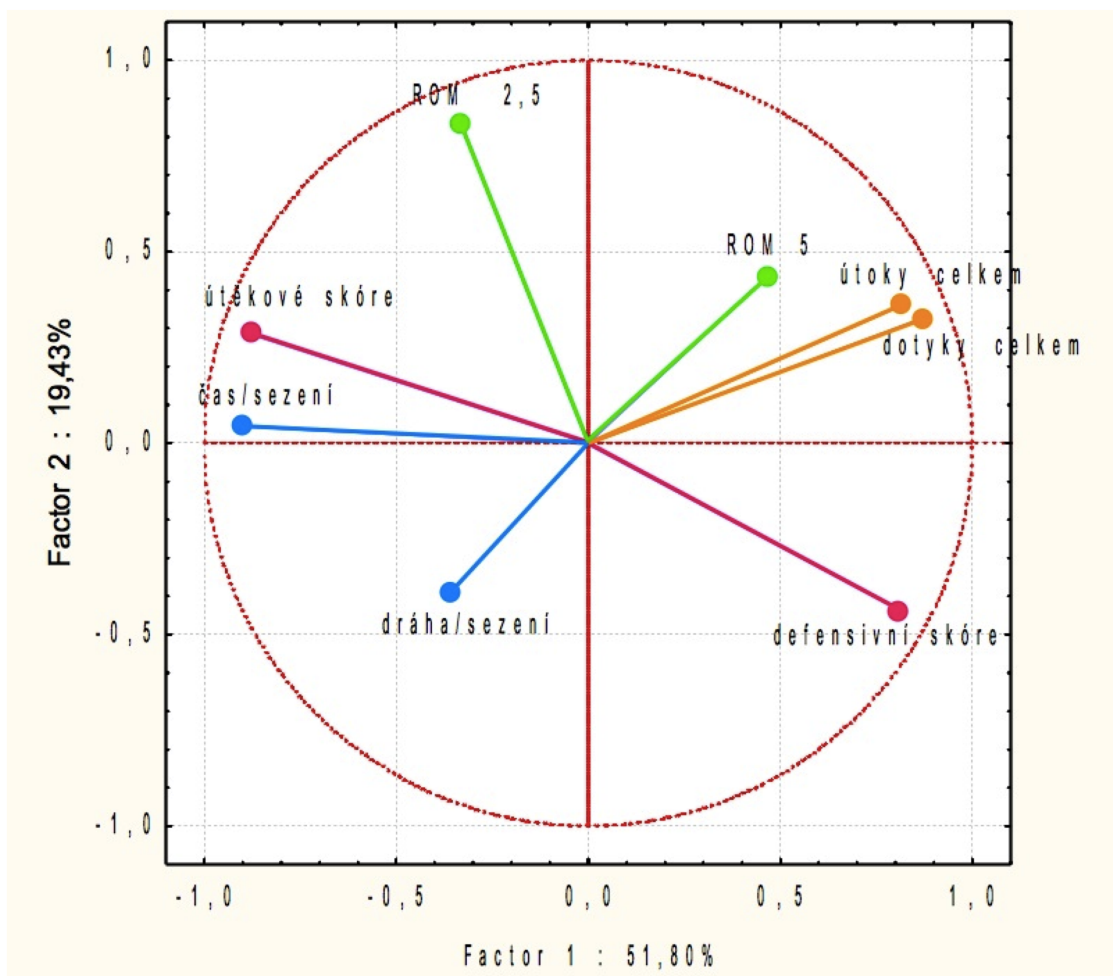
Tab.č.11. Korelační matice PCA analýzy pro jednotlivé osy (PC1, PC2 a PC3 = Factor 1, 2 a 3) a jejich Eigenvalue. Barevně jsou označeny proměnné ze stejného testu - proměnné z testování v MWM (modře), z testování asociačního chování (oranžově), z testu reaktivity (růžově) a z testování na náklonové plošině (zeleně).

| | Factor 1 | Factor 2 | Factor 3 |
|------------------|----------|----------|----------|
| čas/sezení | -0,907 | 0,045 | 0,233 |
| dráha/sezení | -0,364 | -0,389 | 0,764 |
| dotyky celkem | 0,869 | 0,330 | 0,209 |
| útoky celkem | 0,822 | 0,367 | 0,182 |
| defenzivní skóre | 0,813 | -0,433 | -0,099 |
| útkové skóre | -0,878 | 0,293 | 0,084 |
| ROM 2,5 | -0,338 | 0,834 | -0,183 |
| ROM 5 | 0,462 | 0,435 | 0,542 |

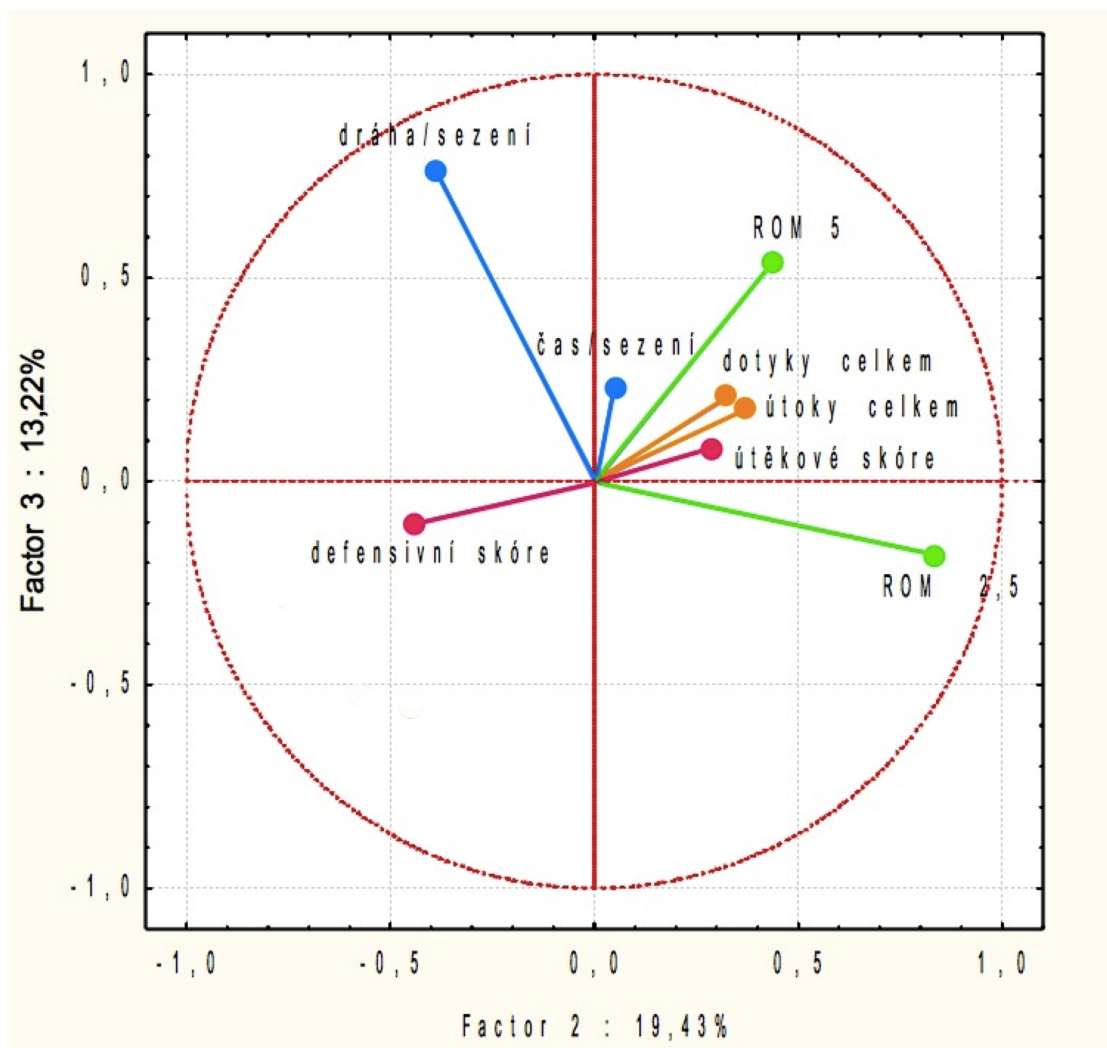
| | Eigenvalue | % Total | Cumulative | Cumulative |
|----------|------------|---------|------------|------------|
| Factor 1 | 4,144 | 51,80 | 4,144 | 51,801 |
| Factor 2 | 1,555 | 19,43 | 5,699 | 71,234 |
| Factor 3 | 1,058 | 13,22 | 6,757 | 84,458 |



Obr.č.31. Graf Eigenvalue pro všechny osy PCA analýzy úspěšnosti. Pro interpretaci výsledků byly použity první tři osy.



Obr.č.32. Schéma PCA analýzy proměnných úspěšnosti v jednotlivých testech, osy PC1 a PC2 (aktivní body označují pozici zátěže). Stejnou barvou jsou označeny proměnné z jednoho typu testu – průměrný Čas a Dráha v sezení z testu plaveb v MWM (modře); Defenzivní a Útěkové skóre z testu reaktivity (růžově); z testu schopnosti pohybové kompenzace na plošině průměrný ROM v rychlostech náklonu 2,5°/s a 5°/s (zeleně); celkové Počty dotyků (dotyky celkem) a Počty útoků (útoky celkem) za všechna sezení z testování asociačního chování (oranžově). Osa PC 1 je tvořena hlavně výsledky testu asociace a defenzivní reaktivitou. Proti nim se na ose nachází proměnná z MWM (Čas/sezení) a útěková reaktivita. Mezi těmito faktory je tedy zřejmá souvislost. Osa PC2 obsahuje hlavně údaje o míře kompenzace a její souvislosti s defenzivní reaktivitou a délkou dráhy v MWM (defenzivnější jedinci měli delší průměrnou dráhu v MWM a méně kompenzovali v pomalejší rychlosti náklonu). Graficky upraveno.



Obr.č.33. Schéma PCA analýzy proměnných úspěšnosti v jednotlivých testech, osy PC2 a PC3 (aktivní body označují pozici zátěže). Stejnou barvou jsou označeny proměnné z jednoho typu testu – průměrný Čas a Dráha v sezení z testu plaveb v MWM (modře); Defenzivní a Útěkové skóre z testu reaktivity (růžově); z testu schopnosti pohybové kompenzace na plošině průměrný ROM v rychlostech náklonu 2,5°/s a 5°/s (zeleně); celkové Počty dotyků (dotyky celkem) a Počty útoků (útoky celkem) za všechna sezení z testování asociačního chování (oranžově). Osa PC2 obsahuje hlavně údaje o míře kompenzace a její souvislosti s defenzivní reaktivitou a délkou dráhy v MWM. Osa PC3 je tvořena zejména průměrnou délkou dráhy v MWM a ROM 5. Na obou osách je tedy patrná souvislost výkonu v MWM a mírou kompenzace. Graficky upraveno.

Proměnné úspěšnosti v jednotlivých testech byly také korelovány pomocí Spearmanovy korelace. Proměnné byly ponechány v podstatě stejné jako v předchozí analýze PCA, pouze byla vyměněna jedna proměnná z testu asociačního učení (celkový počet útoků za všechna sezení, Počet útoků) za zlogaritmovanou průměrnou latenci dotyku v sezení (LN Latence/sezení) Toto bylo provedeno z důvodu velmi těsné korelace proměnné Počet útoků a proměnné Počet dotyků. Dále byly navíc rozděleny průměrné míry kompenzace (ROM) na míru kompenzace před stimulací a po stimulaci (ROM 2,5 před stimulem a po stimulu, a ROM 5 před stimulem a po stimulu), abych zjistila, zda má stimulace při tomto testu vliv na ostatní proměnné.

Nejsilněji se korelace projevila v údajích z testu asociačního učení – průměrná Latence dotyku velmi těsně negativně koreluje s Počtem dotyků ($r = -0,990$, $P < 0,05$). Dále spolu silně negativně korelují Defensivní a Útěkové skóre ($r = -0,781$, $P < 0,05$; proměnné z jednoho typu testu). Ostatní korelace jsou sice statisticky významné, ale ne tak těsné.

Na průměrný Čas za sezení (test v MWM) mají vliv proměnné z asociačního učení – Počet dotyků ($r = -0,475$, $P < 0,05$) a průměrná Latence dotyku v sezení ($r = 0,478$, $P < 0,05$). Čím vyšší byl tedy u jedince čas strávený hledáním ostrůvku v MWM, tím se zvyšovala i jeho průměrná latence dotyku a snižoval počet dotyků v testu asociačního učení.

Na průměrnou Latenci dotyku v sezení a na Počet dotyků během asociačního učení má vliv reaktivita – se zvyšujícím se Defensivním skóre klesala Latence dotyku v sezení ($r = -0,409$, $P < 0,05$) a zvyšoval se Počet dotyků ($r = 0,422$, $P < 0,05$), naopak je tomu u Útěkového skóre (korelace s Latencí dotyku v sezení - $r = 0,437$, $P < 0,05$; s Počtem dotyků - $r = -0,463$, $P < 0,05$).

Defensivní a Útěkové skóre mají také slabší vliv na míru kompenzace v rychlosti náklonu 2,5°/s před stimulem. Defensivnější jedinci v této rychlosti před stimulem kompenzovali pohyb méně ($r = -0,485$, $P < 0,05$) než jedinci s vyšším útěkovým skóre ($r = 0,490$, $P < 0,05$). Výsledek korelace Defensivního skóre a průměrného ROMu 2,5 je sice neprůkazný ($r = -0,358$), ale potvrzuje tyto závěry. Zajímavé je, že při korelaci míry kompenzace ve vyšší rychlosti náklonu plošiny (ROM 5) a obou skóre jsou tyto tendence opačné, totiž že zvířata s vyšším defensivním skóre kompenzují pohyb plošiny o něco více, než zvířata s vyšším útěkovým skóre. Tyto údaje jsou však neprůkazné a velice nízké.

Vzájemně spolu prokazatelně korelují proměnné z jednoho typu testu – Čas/sezení a Dráha/sezení ($r = 0,417$, $P < 0,05$) z testu v MWM, a průměrný celkový ROM 2,5 a ROM 2,5 před ($r = 0,867$, $P < 0,05$) a po stimulu ($r = 0,657$, $P < 0,05$), průměrný celkový ROM 5 a ROM 5 před ($r = 0,809$, $P < 0,05$) a po stimulu ($r = 0,839$, $P < 0,05$) z testu postojových korekcí na plošině.

Korelační matice všech proměnných je zobrazena v následující tabulce č.12, str.91.

Tab.č.12. Spearmanova korelační matice údajů úspěšnosti v jednotlivých testech. Červeně jsou označeny hodnoty statisticky významné na hladině $P < 0,05$. Barevným pozadím jsou označeny proměnné ze stejného testu - proměnné z testování v MWM (modře), z testu reaktivity (růžově), z testování pohybu na plošině (zeleně) a z testování asociačního chování (oranžově).

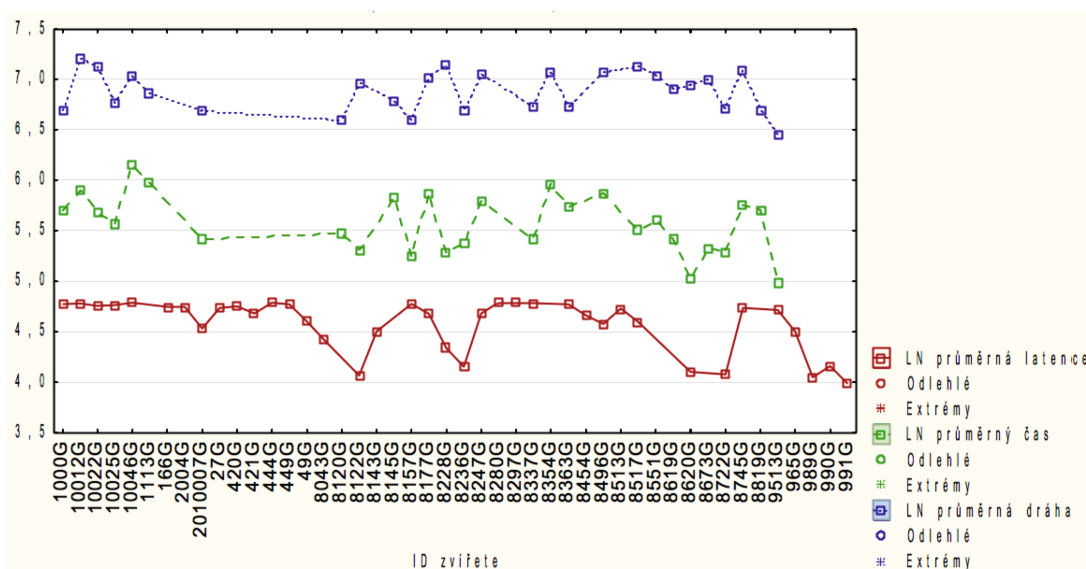
| | čas/sezení | dráha/sezení | LN latence/sezení | počet dotyků | defensivní skóre | útěkové skóre | průměrný ROM 2,5 celkem | průměrný ROM 2,5 před stimulem | průměrný ROM 2,5 po stimulu | průměrný ROM 5 celkem | průměrný ROM 5 před stimulem | průměrný ROM 5 po stimulu |
|--------------------------------|------------|--------------|-------------------|--------------|------------------|---------------|-------------------------|--------------------------------|-----------------------------|-----------------------|------------------------------|---------------------------|
| čas/sezení | 1,000 | 0,417 | 0,478 | -0,475 | -0,217 | 0,253 | 0,117 | 0,138 | -0,135 | -0,095 | -0,028 | 0,017 |
| dráha/sezení | 0,417 | 1,000 | 0,012 | -0,016 | -0,061 | 0,080 | -0,015 | -0,151 | -0,226 | 0,002 | 0,242 | 0,061 |
| LN latence/sezení | 0,478 | 0,012 | 1,000 | -0,990 | -0,409 | 0,437 | 0,052 | 0,220 | -0,340 | -0,199 | 0,019 | -0,315 |
| počet dotyků | -0,475 | -0,016 | -0,990 | 1,000 | 0,422 | -0,463 | -0,051 | -0,186 | 0,338 | 0,255 | 0,027 | 0,359 |
| defensivní skóre | -0,217 | -0,061 | -0,409 | 0,422 | 1,000 | -0,781 | -0,358 | -0,485 | -0,075 | 0,175 | 0,096 | 0,170 |
| útěkové skóre | 0,253 | 0,080 | 0,437 | -0,463 | -0,781 | 1,000 | 0,277 | 0,490 | -0,087 | -0,158 | -0,139 | -0,215 |
| průměrný ROM 2,5 celkem | 0,117 | -0,015 | 0,052 | -0,051 | -0,358 | 0,277 | 1,000 | 0,867 | 0,657 | 0,130 | 0,062 | 0,156 |
| průměrný ROM 2,5 před stimulem | 0,138 | -0,151 | 0,220 | -0,186 | -0,485 | 0,490 | 0,867 | 1,000 | 0,262 | 0,077 | 0,022 | 0,085 |
| průměrný ROM 2,5 po stimulu | -0,135 | -0,226 | -0,340 | 0,338 | -0,075 | -0,087 | 0,657 | 0,262 | 1,000 | 0,337 | 0,132 | 0,419 |
| průměrný ROM 5 celkem | -0,095 | 0,002 | -0,199 | 0,255 | 0,175 | -0,158 | 0,130 | 0,077 | 0,337 | 1,000 | 0,809 | 0,839 |
| průměrný ROM 5 před stimulem | -0,028 | 0,242 | 0,019 | 0,027 | 0,096 | -0,139 | 0,062 | 0,022 | 0,132 | 0,809 | 1,000 | 0,407 |
| průměrný ROM 5 po stimulu | 0,017 | 0,061 | -0,315 | 0,359 | 0,170 | -0,215 | 0,156 | 0,085 | 0,419 | 0,839 | 0,407 | 1,000 |

Data byla také otestována dvěma marginálními modely, podobně jako předešlé testy. Vysvětlovanými proměnnými byly v prvním modelu průměrná uplavaná dráha v sezení (Dráha/sezení) a ve druhém modelu průměrný čas nalezení ostrůvku v sezení (Čas/sezení) z testu v MWM. Vysvětlujícími proměnnými obou modelů byly Útěkové skóre a Počet dotyků z testu asociačního učení. Do modelů nebylo zahrnuto Defensivní skóre z důvodu těsné negativní korelace s útěkovým ($r = -0,781$, $P < 0,05$) a ze stejného důvodu i průměrná Latence dotyku z testování asociačního učení (korelace s Počtem dotyků; $r = -0,990$, $P < 0,05$).

V prvním modelu neměla na průměrnou dráhu v aréně (Dráha/sezení) signifikantní vliv ani jedna vysvětlující proměnná.

V druhém modelu (vysvětlovaná proměnná Čas/sezení) má významný vliv Počet dotyků během asociačního testu (ANOVA: $df = 1$, $F = 7,379$, $P = 0,015$), ale vliv nemá Útěkové skóre z testu reaktivity (ANOVA: $df = 1$, $F = 0,864$, $P = 0,366$). Zvířata s lepšími průměrnými časy nalezení ostrůvku měla i více dotyků během podmiňování.

Průměrná Latence dotyku z testu asociačního učení a průměrný Čas nalezení ostrůvku v sezení spolu s průměrnou uplavanou Dráhou v sezení z testu v MWM jsou graficky znázorněny na následujícím obrázku č.34 pro jednotlivá zvířata zvlášť.



Obr.č.34. Graf zlogaritmovaných proměnných z vyhodnocování úspěšnosti v testu asociačního učení (průměrná Latence dotyku, [červeně]) a testování v MWM (průměrný Čas dosažení ostrůvku v sezení [zeleně] a průměrná Dráha v sezení [modře]) na ose Y pro jednotlivá zvířata (osa X). Vynechané body jsou u těch testů, kterými zvíře neprošlo.

Diskuze vlastních výsledků

Pokusy v MWM

Z předchozích výsledků vyplývá, že na čas dosažení ostrůvku má vliv poloha startu (místo vypuštění zvířete do arény, krátká nebo dlouhá trasa k ostrůvku), počet stimulací dřívkem během sezení a fáze pokusu (všechny etapy pokusu byly rozděleny na následující fáze - S-training [trénink, 1.-3. plavba]; Centre 1 [trénink, 4.-17. plavba]; F-training [trénink, 18.-20. plavba]; Dark [sezení ve tmě, 21.-23. plavba]; Memorytest 1 [závěrečná kontrola po dvou měsících netrérování, 24.-26. plavba]; S-Memorytest 2 [retrénink po dalších čtyřech měsících netrérování, 27.-29. plavba]; Centre 2 [retrénink, 30.-53. plavba]; F-Memorytest 2 [retrénink, 54.-56. plavba]).

Během vypuštění z místa kratší trasy k ostrůvku zvířata dosahovala lepších časů nalezení cíle. Počet stimulací se zvyšoval s časem stráveným v aréně. A to většinou z důvodu neaktivity zvířete, kdy se zvíře nepohybovalo a bylo stimulováno, zatímco čas hledání ostrůvku se navyšoval. Naopak, typ zvířete, zda zvíře pochází z linie dlouhodobě držené v zajetí nebo je potomkem rodičů z volné přírody, nebyl významný v tomto ani v dalších testech.

Na celkovou uplavanou dráhu v aréně neměla vliv poloha startu (vliv byl ale těsně za hranicí průkaznosti). Dráha byla ale ovlivněna počtem stimulací a fází pokusu. S délkou uplavané dráhy se zvyšoval počet stimulací nutných pro aktivní plavání. Celkově se významnými pro výkon v MWM tedy jeví proměnné Počet stimulací a Fáze pokusu.

Celková dráha a čas nalezení ostrůvku ve všech sezeních silně koreloval ($r = 0,799$; $P < 0,05$). Monika Voňavková analyzovala 2 sezení z finálního úseku fáze trénink (18. a 20. plavba) a 3 kontrolní sezení z fáze Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba). Její výsledky jsou následující: Pearsonova korelace dráhy a času v 18. plavbě - $r = 0,89$, $P < 0,05$; ve 20. plavbě - $r = 0,82$, $P < 0,05$; ve fázi Dark - $r = 0,82$, $P < 0,05$; Voňavková, 2013. Zřejmě z důvodu nižšího počtu sezení při korelaci je její korelační koeficient vyšší, zároveň byla tato předešlá data vyhodnocena ve fázích,

ve kterých se zvířata učila a byla motivována, a proto také měla dobré výkony v MWM. Výsledky korelace dráhy a času mé předchůdkyně jsou tedy v principu srovnatelné s mými, a to i přesto, že původní data její práce byla zpracována v jiném programu pro výpočet dráhy z videozáznamu (program Trackman).

Korelace celkové dráhy a času nalezení ostrůvku potvrzuje, že tyto dvě proměnné jsou silně provázány a vzájemně ovlivňovány. Ale vzájemná těsná korelace nezaručuje stejné výsledky (např. prodlužování celkové uplavané dráhy a zkracování času nalezení ostrůvku ve fázi Dark, jak diskutuji níže).

Obě proměnné (Čas dosažení ostrůvku a Celková uplavaná dráha) v jednotlivých fázích byly porovnávány s prvními třemi plavbami zvířete (fáze S-training, 1.-3. plavba). Výsledky obou proměnných pro jednotlivé fáze tedy dopadly ve srovnání s fází S-training [trénink, 1.-3. plavba] takto: ve fázi Centre 1 (trénink, 4.-17. plavba) byl čas dosažení ostrůvku stejný, ale uplavaná dráha kratší, stejně i v další fázi na konci prvotního tréninku (F-training [trénink, 18.-20. plavba]).

V následující fázi Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba) se zkrátil čas potřebný k nalezení ostrůvku, ale uplavaná dráha byla delší než v předchozí fázi (byla stejná jako v prvních plavbách). Zřejmě při eliminaci mimoarérových značek měla zvířata problém s prvotní orientací, ale po určitém čase se úspěšně navigovala a ostrůvek našla.

Po dvou měsících, během nichž neprobíhal trénink v MWM (fáze Memorytest 1, 24.-26. plavba), zvířata potřebovala k nalezení ostrůvku stejně času jako v prvních plavbách, ale jejich uplavaná dráha byla kratší. Polohu ostrůvku si tedy pamatovala, ale již byla na výsledcích znát jejich snížená motivace.

Po dalších čtyřech měsících (fáze S-Memorytest 2, 27.-29. plavba) se již zvířata prokazatelně zhoršila – jejich čas nalézání ostrůvku byl delší než při prvních plavbách a dráha byla delší než v předcházející fázi (byla stejně dlouhá jako v prvních plavbách). Dráhu a čas prodlužovalo nejspíše zmatené plavání, které bylo důsledkem snížené motivace a zhoršené orientace v aréně.

V následující fázi (Centre 2 [retrénink, 30.-53. plavba]) se jejich čas zlepšil od předchozí fáze (na úroveň fáze S-training, tedy byl stejný jako při úplně prvních plavbách) a uplavaná dráha byla kratší.

V poslední fázi (F-Memorytest 2 [retrénink, 54.-56. plavba]) byl jejich čas stále stejný jako v prvních plavbách, ale celková dráha byla kratší.

Tyto proměnné v jednotlivých fázích pokusu, jejich poklesy a vzrůsty jsou patrné i z předcházejícího obrázku č.20, str.66.

Významně se lišícími fázemi jsou tedy fáze Dark (sezení ve tmě) a fáze S-Memorytest 2 (první plavby po čtyřměsíční pauze).

Zvířata ve fázi Dark nacházela ostrůvek rychleji, i když po ztrátě mimoarénových značek plavala poměrně dlouhou dráhu (prvotní dezorientace zřejmě způsobila zmatené plavání). Nejspíš kvůli více stresující situaci byla jejich motivace nalézt ostrůvek vyšší, než v jiných fázích, během kterých jsou vidět i mimoarénové značky. Čas nalezení ostrůvku se snížil, zvířata tedy věděla, kde ostrůvek je a po určitém čase, který potřebovala na uklidnění a pro orientaci podle vnitroarénových značek, zamířila rovnou k němu. I rychlost plavání musela být tedy v této fázi vyšší, než v ostatních fázích pokusu, což opět podporuje závěr, že zvířata byla více motivována k nalezení ostrůvku.

Ztráta mimoarénových značek v této fázi se zdá být důvodem ke zmatenému plavání na začátku plavby, které signifikantně prodloužilo uplavanou dráhu. Značky, které zvířata během pokusu používala ke své orientaci mohly být několika typů. Během alothetické orientace mohou plazi používat visuální značky prostoru, kterými v tomto testu byly grafické arénové značky, ale zároveň i vybavení místnosti - mimoarénové značky. Dále mohou jedinci využívat k orientaci olfaktorické stimuly (pachy v tomto testu byly eliminovány vodou), ale i kompasovou navigaci (*Zug et al., 2013; Phillips et al., 2002*). U gekončků nebyla navigace pomocí jakéhokoliv kompasu zatím potvrzena. Všechny testy byly ale provedeny v uzavřené místnosti bez oken, takže i v případě, že by byli schopni vnímat polarizované světlo, nemohli by se podle něj v tomto testu orientovat (prokázané používání tohoto kompasu např. u druhů *Sceloporus jarrovi*, *Ellis-Quinn & Simon 1991; Trachemys scripta* a *Tiliqua rugosa*, *Zug et al., 2013; Podarcis siculus*, *Beltrami et al., 2010*). Vliv polohy světelného zdroje byl již experimentálně zkoumán v práci *Voňavková, 2013* a bylo zjištěno, že gradient a poloha tohoto světla nemá na výkon v MWM vliv.

Geomagnetický kompas ovšem gekončící potenciálně používat mohli, a to i v této temné fázi (za předpokladu, že jsou ke geomagnetismu vnímaví. Magnetickou mapu využívají zejména druhy mořských želv, hadů a krokodýlů [Putman et al., 2015; Lohmann et al., 2007; Perry et al., 1985], ale byla prokázána i u obojživelníků, [Phillips et al., 2002; Zug et al., 2013]).

Orientace podle jedné nebo několika značek umístěných přímo v aréně je tedy pravděpodobná. V práci Voňavková, 2013 bylo prokázáno, že některá zvířata využívala při orientaci vnitroarénové značky, zatímco jiná mimoarénové. V tomto původním pokusu byla zvířata rozdělena na dvě skupiny. Jedné skupině byly postupně odebírány vnitroarénové značky, zatímco druhé skupině byla měněna poloha arény a světelného zdroje a tím byly eliminovány mimoarénové značky. Některá zvířata používala během celého pokusu jen jeden typ značek, nehledě na to, ve které skupině byla. Zjistilo se tedy, že použití určitého typu značek závisí jen na individualitě jedince. Má práce se nezabývala rozdělením těchto typů značek, proto jsem během retraininku gekončikům ponechala oba typy značek (vnitroarénové i mimoarénové). Zvířata se tak mohla orientovat podle své preference a měla možnost se zlepšovat ve výkonu během retraininku.

Ve studii LaDage et al., 2012 prostorové orientace leguánka *Uta stansburiana*, bylo prokázáno, že tento druh je schopen se orientovat podle grafických značek. Vnitroarénová značka byla jen jedna, je proto pravděpodobné, že se leguánci orientovali pomocí nejjednoduššího typu orientace - „cue learning“. S arénou bylo rotováno, mimoarénové značky tedy nebyly dostatečně stálé a zvíře se podle nich nemohlo orientovat.

Podle práce Day et al., 2003 na druhu ještěra *Aspidoscelis inornata*, se tato zvířata lépe a rychleji orientovala podle prostorových značek určujících směr (vlevo, vpravo) než podle stacionárních značek označujících úkryt. Tento druh tedy více využívá trasovou navigaci, která je také jednodušším typem orientace. Podobné jednodušší typy navigace mohli použít i testovaní gekončící. Také ale mohli využít soubor více grafických vnitroarénových značek a případně si i vytvářet kognitivní mapu prostředí. Pokud bychom přijali fakt, že zvířata jsou opravdu schopna tvorby kognitivní mapy (Jacobs, 2003; McNaughton et al., 2006) a gekončící by takto prostor

reprezentovali, byla by jejich dráha ve fázi Dark kratší než v předchozích sezeních (schopnost tvorby zkratk je často argumentem k potvrzení tvorby kognitivní mapy). Ale vzhledem k tomu, že jejich dráha byla stejně dlouhá jako v úplně prvních plavbách, jejich orientace byla zřejmě založena na jednodušších typech orientace („cue learning“ nebo trasová navigace).

Další fází, která se významně lišila jak v čase dosažení ostrůvku, tak i v délce uplavané dráhy, byla fáze S-Memorytest 2, tedy první plavby po čtyřměsíční pauze (celkově 27.-29. plavba). V této fázi se zvířata signifikantně zhoršila od předcházející fáze v obou proměnných. Vzhledem k dlouhým časům nalezení ostrůvku i délce dráhy si tedy zvířata zřejmě nepamatovala, jakým směrem je ostrůvek umístěn a nedokázala se orientovat (dráha byla stejně dlouhá jako při úplně prvních plavbách), a zároveň jejich motivace výrazně poklesla (markantní zhoršení času nalezení ostrůvku). Jejich rychlost plavby byla tedy také celkově nižší, než v jiných fázích pokusu. Gekončící se tedy po takto dlouhé pauze zřejmě částečně učili celou úlohu znovu a byli silně demotivováni. V následujících fázích se zvířata opět mírně zlepšila, jejich uplavaná dráha a čas nalezení ostrůvku se zkrátil, ale v jen na úroveň úplně prvních plaveb (fáze S-training).

Ve studii *Lattal et al., 2003* byla u myši zjištěna rychlá extinkce prostorové informace v MWM po odstranění ostrůvku. Již od druhého sezení bez ostrůvku klesala doba pobytu v kvadrantu, ve kterém byl původně ostrůvek umístěn. U studovaného vzorku gekončičků také proběhla sezení, při kterých byl ostrůvek vyjmut (*Voňavková, 2013*). Tato sezení proběhla těsně vyhodnocovanou fází Memorytest 1 (24.-26. plavba). Po této dvouměsíční pauze byla zvířata zřejmě schopna zapamatovat si polohu ostrůvku a zároveň si alespoň částečně udržet svou motivaci. Čas nalezení ostrůvku v této fázi (Memorytest 1, 24.-26. plavba) byl stejný jako při prvních plavbách, ale celková dráha byla kratší. Zvířata tedy plavala pomaleji, ale přesně věděla, kde je ostrůvek. Jak již bylo naznačeno výše, po další pauze, probíhající dvakrát takovou dobu, již jejich úspěšnost nalézání ostrůvku nebyla zdaleka tak vysoká – motivace zvířat zřejmě ještě více klesla.

Uplavaná dráha je tedy nejspíše proměnnou, která určuje míru učení, zatímco celkový čas potřebný k nalezení ostrůvku zřejmě odráží hlavně motivaci zvířete (společně i s kognitivní složkou testu), která s postupem sezení klesá. Dráhu postupně

signifikantně zkracovalo 17,86 % ze všech testovaných zvířat (učila se poloze ostrůvku), ale čas nalezení ostrůvku u těchto zvířat zůstával stejný (jejich motivace se neměnila). V čase nalézání ostrůvku se nezlepšovalo žádné zvíře (u žádného zvířete motivace najít ostrůvek nevzrůstala). Téměř u 42,86 % ze všech testovaných gekončků se čas postupně zhoršoval (jejich motivace nalézt ostrůvek klesala). U těchto v čase se zhoršujících jedinců délka jejich dráhy stagnovala, neučili se a jejich motivace byla stále nižší. Podobně se také snižovala rychlost plavání s postupem sezení, a to dokonce u všech jedinců (zvířata plavala s postupem sezení pomaleji).

Proměnnými odrážejícími míru učení by se mohly stát i uplavaná dráha a čas strávený ve třetím kvadrantu arény, ve kterém byl umístěn ostrůvek (sektor 3). Na čas strávený v tomto sektoru, podobně jako na celkovou dráhu, má signifikantní vliv počet stimulací během sezení a také fáze pokusu (graf průměrů časů ve všech fázích v jednotlivých kvadrantech na předchozím obrázku č.22, str.70).

Podobné výsledky pak byly u vyhodnocované uplavaná dráha ve třetím sektoru. Dráhu v sektoru 3 gekončici zkrátily oproti prvním plavbám ve všech fázích pokusu. Graf průměrů drah ve všech fázích v jednotlivých kvadrantech je na předchozím obrázku č.23, str.70.

Od prvních tří plaveb (fáze S-training) se lišila fáze Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba) a poslední tři plavby zvířete (54.-56. plavba, F-Memorytest 2), kdy jedinci čas i dráhu v tomto kvadrantu zkrátily. Mířili tedy již přímo k ostrůvku, pokud se nacházeli poblíž.

Tři sezení ve tmě (fáze Dark, 21.-23. plavba), během kterých se zkracoval jak čas v kvadrantu, tak uplavaná dráha (v samostatně posuzovaném v sektoru 3) bychom mohli v tomto ohledu považovat za absolutní kontrolu vnímání blízkých grafických (vnitroarénových) značek zvířetem. Zároveň se ale celková uplavaná dráha v této fázi nelišila od prvních plaveb zvířete. Jedinec se tedy delší dobu snažil zorientovat ve směru plavby, ale ve chvíli kdy se dostal do správného sektoru (sektor 3) plaval rychle a přímo k ostrůvku.

Fáze S-Memorytest 2, tedy první plavby po čtyřměsíční pauze (27.-29. plavba), která se lišila v celkové dráze a času od prvních plaveb, se v sektorových údajích neliší. Tedy, zvířata po čtyřměsíční pauze plavala delší celkový čas, zatímco ve třetím sektoru

trávila stejně času jako při prvních plavbách. Celková i sektorová dráha v této fázi byla srovnatelná s prvními plavbami. To tedy potvrzuje výše diskutovanou možnost zhoršené schopnosti orientace a zároveň poklesu motivace po čtyřměsíční pauze.

V úplně poslední fázi pokusu (F-Memorytest 2, 54.-56. plavba) byla celková dráha kratší než v prvních plavbách, ale celkový čas strávený v aréně byl delší. Zvířata se tedy znovu naučila polohu ostrůvku a jak se k němu nejkratší dráhou dostat, ale jejich motivace byla již natolik nízká, že se o dosažení cíle nesnažila. Pokud se však dostala blíže k ostrůvku (sektor 3), plavala přímo k němu a čas v tomto sektoru byl proto kratší než v první fázi (S-training, 1.-3. plavba).

Velká část zvířat postupně ztrácela motivaci ostrůvek hledat a volila strategii splývání na hladině. Toto, z hlediska konstrukce experimentu v MWM, neefektivní chování způsobuje prodlužování času nalézání ostrůvku a zároveň celková uplavaná dráha zvířete nenarůstá. Tento jev (který byl původně řešen stimulací zvířete dřívkem) byl s postupujícími sezeními běžnější, u zvířat se zřejmě projevilo chování popisované jako naučená bezmocnost. Naučená bezmocnost je stavem, který je způsoben nemožností utéct nebo se jinak vypořádat se stresovým stimulem (nemožností ho kontrolovat). Pokud je stresová situace navozována zvířeti dlouhodobě, přestane na stimul reagovat a apaticky vyčkává na konec pokusu (*Maier & Seligman, 1976*). V pokusech, snažících se navodit tento stav, je často zkoumán vliv takto navozené deprese (*Vollmayr & Gass, 2013; Matrov et al., 2007*), případně reaktivní (pasivní) personalita, která má k tomuto chování vyšší tendence, než proaktivní personalita (*Alloy & Tabachnik, 1984*). Zvířata s naučenou bezmocností v jednom typu testu pak pokusy generalizují, tj. všechny další kognitivní pokusy (včetně typů pokusů zaměřených na jiné dovednosti) se učí pomaleji nebo vůbec (*Lieder et al., 2013*).

Jinak to může být v přírodě. Neaktivita a „freezing“ je možnou antipredační strategií, která v případě blízkého pohybu predátora může být více efektivní, než útek. U gekončíků se uplatňuje i tato strategie, jak naznačují výsledky z reaktivního testu, ve kterém byl tento prvek chování zahrnut do defenzivního skóre. Ve studii *Landová et al., 2016* byly provedeny pokusy s gekončíky a jejich predátory (hady). Při setkání se sympatricky se vyskytujícím hadem gekončící často projevovali „freezing“ v bezpečné části testovacího boxu. Tento druh hada (*Eryx johnii*) je číhajícím typem

predátora, a proto je při nemožnosti úkrytu pro gekončíka výhodnější antipredační strategií spíše nehybnost, než útěk. Při nehybnosti je zřejmě u tohoto druhu hada nižší riziko predace. Také u u gekona *Amalosia lesueurii* je tato antipredační strategie známá z pokusů, ve kterých byl predátorem had (*Webb et al., 2009*).

Samotný čas, který gekončík potřebuje k nalezení ostrůvku tedy nelze považovat za jednoznačný odraz míry jeho učení. Motivaci, která je v těchto pokusech nezbytná, je nutno posilovat. Motivaci k pohybu během plaveb měla být stimulace dřívkem (která měla vliv na čas nalézání ostrůvku i celkovou uplavanou dráhu), ale s postupujícími sezeními zvířata habituovala. I během performačních testů, ve kterých jsou zvířata umístěna na dráhu, po které se pohybují, jsou plazi běžně motivováni stimulací dřívkem, stejně jako v řadě testů personalitních (např. taktilní stimul štětcem jako motivace k útěku do úkrytu u *Zootoca vivipara*, *Le Galliard et al., 2015* nebo u *Iberolacerta monticola*, *López et al., 2005*). Tím je dosaženo dostatečné motivace k útěku (simulovaný útok predátora).

U hadů *Antaresia maculosa* byla provedena studie (*Stone et al., 2000*) orientačních schopností v suché aréně s osmi otvory (analogie „hole board“ testu). Najít správný únikový otvor se pomocí jedné barevné značky naučilo po 32 sezeních jen 50 % hadů (mimoarénové značky byly eliminovány rotací arény). Zde se tedy jednalo o navigaci pomocí „cue learning“ (pomocí jediné značky), která ovšem nebyla zcela úspěšná. Hadi jsou schopni se naučit i poměrně složitější testy (např. *Kleinginna, 1970*; *Wilkinson & Huber, 2012*; *Woo et al., 2009*), je zde tedy patrně vliv nedostatečné motivace. I tak ale byli hadi v tomto testu úspěšnější, než zvířata v mém testu v MWM - dráhu k ostrůvku postupně zkracovalo jen necelých 18 % testovaných gekončíků.

Motivace gekončíků tedy evidentně vyhasínala, a to i když by měla být posilována vlastním pudem sebezáchovy zvířete a navíc i stimulacemi dřívkem. Možným vysvětlením nedostatku motivace je tedy výše diskutovaná naučená bezmocnost zvířat, která mohla být u gekončíků příčinou jejich neaktivního přístupu k retréninku nebo případná habituace.

Ve studii *Herzog et al., 1989* na adultních a juvenilních jedincích hadů *Thamnophis butleri* a *Thamnophis melanogaster* byla pozorována habituace při testech antipredačního chování (prezentace lidské ruky jako stimulu). Pokud byli hadi takto

testování každý den, po pěti dnech (sezeních) jejich odpověď na stimul rapidně klesala. Po 10-13 denní pauze se však jejich reakce obnovila. Mezi juvenilními jedinci obou druhů byly pozorovány velké individuální rozdíly v míře habituace i v počtu útoků na stimul. Testování gekončící byly trénovány v MWM zpravidla každé dva týdny, neměli by tedy v tomto pokusu habituovat.

Reaktivní skóre mělo podle výsledků korelace minimální vliv na výkon v MWM, ale tendence jsou i tak viditelné. Vzhledem k výsledkům celkové úspěšnosti (popsané v podkapitole Úspěšnost ve všech testech této kapitoly, str.107), kde je tento vliv více patrný, lze tvrdit, že zvířata s vyšším defenzivním skóre (ofenzivní zvířata) měla kratší celkovou dráhu i lepší celkový čas nalezení ostrůvku. Reaktivita zvířete má tedy vliv na výkon v prostorovém typu testu (*Carazo et al., 2014; Stapley & Keogh, 2004*). Tyto souvislosti více diskutuji ve jmenované podkapitole.

K porovnání míry učení a zapamatování si polohy ostrůvku v Morrisově vodním bludišti se jeví dráha (celková v kombinaci se sektorovou) jako mnohem vhodnější proměnná, jelikož je zjevně kognitivní složkou testu. Samotný čas nalezení ostrůvku odráží nejspíš částečně tuto složku také, ale zároveň odráží i motivaci zvířete, která s postupem sezení klesá a není proto možné tento údaj interpretovat jako zachycující míru učení. Samostatný čas nalezení ostrůvku sice není možné použít jako vyjádření míry učení, ale i tak je vhodné ho sledovat a individuálně porovnávat.

Postojové korekce

Porovnávání míry kompenzace ve dvou rychlostech náklonu plošiny přineslo výsledky, které zde souhrnně nastíním. Významnými se jeví jen proměnné ROM, čili míra kompenzace, a délka Trajektorie hlavy zvířete – na tyto proměnné měl vliv stimul (v pomalejší rychlosti) a číslo periody (ve vyšší rychlosti). Míra kompenzace byla uváděna jako procentuální vyjádření úhlu hlavy oproti úhlu plošiny, zatímco trajektorie hlavy je délka pohybu hlavou zvířete (čím byla tato proměnná vyšší, tím více zvíře hlavou pohybovalo). Směr pohybu plošiny (vzhůru nebo dolů) nebyl důležitý pro žádnou proměnnou ani v jedné rychlosti náklonu.

Samotný pohyb hlavou při pohybu těla je běžně způsoben pohyby končetin a pánce (*Gatesy, 1991* u aligátora *Alligator mississippiensis*). Tyto pohyby pak zvíře kompenzuje pohybem hlavy, aby mělo stále dobrý visuální rozhled.

Původně bylo předpokládáno, že směr náklonu plošiny bude mít na kompenzaci pohybů hlavou vliv. Podle *Mattingly & Jayne, 2005* si většina zvířat druhu *Anolis* při útěku před predátorem vybrala koridory se silně stoupajícím náklonem (až do vertikálního směru). Z toho lze usuzovat, že při pohybu vzhůru má tento plaz příbuzný gekončíkovi lepší lokomoční schopnosti. V testu korekcí pohybu hlavou se ale tato domněnka nepotvrdila (směr pohybu plošiny neměl vliv na žádnou proměnnou). Je možné, že by vliv byl prokazatelný v případě většího datasetu. Z důvodu velkých mezer v datech byly použity jen ty údaje, které byly zcela kompletní. To snížilo počet vyhodnocovaných informací a jejich spolehlivé posouzení je tak redukováno.

V pomalejší rychlosti náklonu byl na ROM i délku trajektorie hlavy patrný vliv stimulu, po kterém se hodnoty obou proměnných zvýšily. Zvířata tedy po stimulu kompenzovala více a jejich hlava se pohybovala ve větších úhlech.

Ve vyšší rychlosti náklonu plošiny se tento vliv stimulu nepotvrdil u žádné proměnné. Jediným vlivným faktorem bylo Číslo periody. Pro ROM to byla perioda číslo 7 (z celkem 11 period), ve které zvířata kompenzovala více oproti první periodě. Na rozdíl od této proměnné se trajektorie hlavou oproti první periodě ve všech následujících zkracovala. Jedinci tedy hlavou s postupem času pohybovali méně, ale v sedmé periodě více kompenzovali pohyb plošiny, zřejmě uklidnění po počátečním stresu.

Rychlost pohybu po substrátu záleží na jeho typu v původním habitatu. Ve studii *Higham & Russell, 2010* byly zkoumány dva druhy gekonů blízce příbuzných gekončíkovi (*Rhoptropus afer* a *Rhoptropus bradfieldi*) a rychlost jejich pohybu. Gekoni druhu *R.bradfieldi*, kteří žijí převážně ve skalnatých oblastech a mezi kameny (stejně jako gekončík) se pohybovali pomaleji a po mnohem strmějších plochách, takže zároveň musí i více kompenzovat pohyb ve vyšších náklonech, na rozdíl od jedinců druhu *R. afer*, pro které je typický habitat s písčítým substrátem. Tyto zjištění podporují závěry z výsledků testu na plošině, totiž že gekončík po stimulu kompenzoval lépe

v pomalejší rychlosti náklonu, která je pro něj zřejmě přirozenější, vzhledem ke stejnému habitatu jako u testovaného příbuzného druhu, *R. bradfieldi*.

Celkový pohyb gekončíka byl studován ve srovnání s jeho blízkce příbuzným gekonem obrovským *Gekko gecko* (Zaaf et al., 2001). Zatímco gekončík je pozemním živočichem, gekon obrovský se pohybuje po svém habitatu v podstatě jen vertikálně. Gekončík má podle této studie konstantní délku kroku a to nehledě na rychlost pohybu. Jeho celková rychlost pohybu je oproti srovnatelně velkým druhům nižší a to právě z důvodu konstantně dlouhého kroku, který je způsoben tím, že je vždy alespoň jedna přední končetina gekončíka v kontaktu se substrátem. Gekončík se oproti gekonovi při pohybu po vertikálním povrchu vzhůru přitiskne tělem blíže k substrátu, aby snížil své těžiště, a tím i riziko pádu (zároveň toto vyvolává nutnou kompenzaci pohybu celého těla při přesouvání těžiště). Protože na rozdíl od gekona nemá morfologické struktury, které by mu umožňovaly lezení po vertikálních površích, je během tohoto pohybu pomalejší a jeho lokomoce nejistá. I tyto závěry tedy podporují výsledky provedeného testu postojových korekcí – nižší rychlost pohybu je pro gekončíka přirozenější a míra kompenzace hlavou přesně odráží pohyb jeho těla (vzhledem k neustálému kontaktu končetiny se substrátem).

Průměrná kompenzace pohybů plošiny hlavou byla v rychlosti náklonu 2,5°/s pro všechna zvířata 9,32 % úhlu plošiny a v rychlosti náklonu 5°/s pak 11,80 %. V pomalejší rychlosti náklonu tedy zvířata průměrně měla nižší rozsah kompenzace. Toto je v mírném rozporu s výsledky modelů reflektujícími individuální rozdíly, nejspíše protože je tento průměr ovlivněn právě velkými individuálními rozdíly v extrémní míře kompenzace (zobrazeny na předchozím obrázku č.25, str.76).

Z těchto závěrů tedy vyplývá, že pro míru kompenzace je rozhodující rychlost náklonu plošiny a v pomalejší rychlosti náklonu i stimulace, po které gekončík lépe kompenzuje. Tyto podmínky jsou podobné situaci v MWM ve fázi Dark (sezení ve tmě, 21-23. plavba), tedy ve stížených podmínkách – omezená viditelnost zvyšuje pravděpodobnost útoku predátora, je tedy pro jedince více stimulující. Naopak směr pohybu plošiny se nezdá být důležitým prvkem ovlivňujícím pohyb hlavy zvířete (a to zřejmě z důvodu nižšího počtu údajů v redukováném datasetu). Vliv periody ve vyšší

rychlosti pohybu plošiny lze vysvětlit habituací zvířete během rychlejšího pohybu. Gekončík postupně méně pohyboval hlavou a tím byly jeho postojové korekce nižší.

„Counter-balanced“ design pokusu, kdy byly dvě skupiny zvířat měřeny v jiných dnech (jako první rychlost náklonu byla u první skupiny zvolena rychlost 2,5°/s a u druhé skupiny bylo nejprve měřeno rychlostí 5°/s) vyvrací domněnku, že by zvířata habitovala postupně při celém pokusu. Je zde vliv jen samotné rychlosti pohybu plošiny.

Pro další obdobné pokusy je tedy důležité, aby se zvolila správná rychlost náklonu plošiny a pokusní jedinci se měřili i po stimulaci. Míra kompenzace i délka trajektorie hlavy se v tomto případě zvyšuje.

Míra kompenzace také přináší vzhled do možností zvířete dohlédnout z arény na vzdálené značky. Jak jsem uvedla, gekončíci jsou schopni reagovat hlavou na pohyb svého těla zhruba 10% kompenzací. Pokud je tedy zvíře vloženo do arény, velmi pravděpodobně dobře vidí na vnitroarénové značky, které byly vylepeny ve čtyřech směrech a dotýkaly se spodní hranou hladiny vody. Pravděpodobnost dohlédnutí z arény na vzdálené mimoarénové značky je nižší, pro zvířata by tedy bylo fyzicky jednodušší používat ke své navigaci několik vnitroarénových značek (nebo jen jednu v případě „cue learning“). Přesto se někteří jedinci orientovali zejména na základě mimoarénových značek, jak dokázaly předchozí pokusy s posouváním arény vzhledem k místnosti. Absolutní pozice ostrůvku byla při těchto manipulacích zachována, ale zvířata, která se orientovala pomocí mimoarénových značek, byla dezorientovaná a ostrůvek nacházela mnohem hůře (Voňavková, 2013). Mimoarénové (vzdálené) značky jsou zřejmě tedy přirozenějším vodítkem pro orientaci (Mueller-Paul et al., 2012a;b). Tyto výsledky potvrzují i předchozí samostatné výsledky vyhodnocené délky uplavané dráhy a času dosažení ostrůvku, zejména ve fázi Dark (sezení ve tmě, 21.-23. plavba). Eliminace mimoarénových značek u některých jedinců vyvolala zmatené plavání, během kterého měli problém ostrůvek najít.

Asociační učení a reaktivita

Oba tyto testy (reaktivní test i test asociačního učení) shrnuji v jedné kapitole z důvodu vzájemného silného ovlivňování, které bylo potvrzeno ve výsledcích.

Reaktivita je zřejmě testem určitých personalitních charakteristik zvířete, které ovlivňují jeho schopnost učení (Carazo *et al.*, 2014; Stapley & Keogh, 2004). Reakce na stresový stimul vypovídá o míře aktivity a antipredační strategii (López *et al.*, 2005), zatímco test asociačního učení je spojen s odvážností a neofobií zvířete (Carazo *et al.*, 2014). Zároveň je na reaktivitu a kognitivní schopnosti jedince patrný vliv pohlaví (Flores *et al.*, 1994; Trnik *et al.*, 2011; Rhen & Crews, 2000). Bohužel v mém testovaném vzorku byl velmi nízký podíl samců (7 z celkového počtu 46 jedinců), a proto jsem tento vliv více neprověřovala.

Snaha naučit zvířata asociaci za simultánního podmiňování bohužel nebyla tak úspěšná, jak bylo předpokládáno. Předpokladem bylo, že se bude učit 100 % jedinců. Počet dotyků korálku (stimulu) se zvyšoval s postupem sezení u 13,16 % ze všech zvířat, latence dotyku stimulu se postupně snižovala u 15,79 %. Těchto 15,79 % zvířat se prokazatelně učilo a snižovalo svou latenci dotyku během 19 sezení.

Podle některých autorů jsou plazi obecně schopni se naučit širokou škálu úloh a jejich kognitivní schopnosti jsou srovnatelné se savci nebo ptáky (Burghardt, 2013). Rychlost a schopnost učení se v úloze ale závisí i na dalších faktorech, než jen na samotné délce pokusu – v práci Powell, 1967 u *Anolis carolinensis* byly mezi jedinci velké rozdíly v míře naučené diskriminace. Po 270 sezeních utíkala zvířata před aversivním stimulem jen v polovině případů (v konečné fázi pokusu prchalo od stimulu nejméně učenlivé zvíře dokonce jen ve 30 % sezeních, nejlepší zvíře v 70 %).

U plazů má často vliv na performanci okolní teplota, a to i ve volném prostředí např. na antipredační strategii. Zatímco při vyšších teplotách jsou plazi obecně aktivnější a mají útekové tendence, při teplotách nižších jsou spíše ofenzivní (Hertz *et al.*, 1982; Hernandez-Divers, 2001). Během testu asociačního učení byla teplota místnosti sice konstantní, ale nižší než při testech v MWM a při testování postojových korekcí na plošině. Během těchto pokusů byla zvířata temperována v inkubátoru na optimální teplotu (28°C). Je otázkou, zda by byly výsledky testu asociačního učení lepší, kdyby byla zvířata trénována v teplejším prostředí. Ale, jak

jsem již uvedla výše, při nižších teplotách plazi odpovídají na stimul více ofensivně, nižší teplota okolí je tedy pro tento typ testu zřejmě více optimální, než vyšší teplota.

Z těchto důvodů si myslím, že výkon v asociačním učení nezávisí pouze na míře motivace, ale i na aktivitě a jiných personalitních charakteristikách samotného zvířete a zároveň na teplotě prostředí.

Dalším důležitým bodem byla samotná motivace. Tu nelze u plazů tak snadno navodit jako u savců, u kterých se často používá potravní deprivace. Plazi jsou morfologicky uzpůsobeni vydržet bez potravy a vody mnohem delší dobu a motivovat je podobným způsobem není tolik efektivní (Zug *et al.*, 2013). Lépe je tedy pro motivaci plazů využít aversivní stimul. Přesto studie Day *et al.*, 2003 u ještěra *Aspidoscelis inornata* prokázala, že ani aversivní stimul (vysoká teplota) není dostatečnou motivací k útěku do úkrytu. Zvířata měla možnost se ukrýt před stresem v jiné části arény, ale přesto se spíše snažila utéci z pokusné arény a šplhala po jejích stěnách.

Ve studii Gaalema, 2011 u varana drsnokrkého *Varanus rudicollis*, se tento druh prokazatelně naučil vizuální diskriminační úlohu (asociace s potravou). Při samotném vizuálním stimulu ovšem jedinci nebyli tak úspěšní, jako po přidání dalšího stimulu – zvuku clickeru. Samotná potrava (potravní motivace) tedy nebyla natolik dostatečným stimulem, aby bylo zvíře v tomto testu považováno za velmi úspěšné.

Je tedy otázkou, zda by byli gekončící dostatečně aktivní, pokud bych místo potravní asociace s odměňujícím stimulem použila test s aversivním stimulem (případně potravu ve spojení s akustickým stimulem). Klasické podmiňování potravy s objektem bylo ale prováděno i z důvodu schopnosti se učit pomocí samotného vizuálního stimulu, který je více podobný stimulu v podobě vnitroarénových značek v MWM. Lze tak oba procesy učení lépe porovnat. Tento samotný stimul ovšem není tak účinně asociován, jako stimul taktilní a aversivní (Weiss & Wilson, 2003; Holland & Bouton, 1999).

Podle výsledků má na Počet dotyků při kontrolních sezeních (test síly naučené asociace) vliv Počet dotyků ve všech sezeních a reaktivita jedince (Defensivní skóre). Vliv Útěkového skóre byl na hranici průkaznosti ($P = 0,055$).

Tedy, pokud se zvíře asociaci potravy se stimulem naučilo a dotýkalo se ho během všech tréninkových pokusů, pak se dotklo i při samotné prezentaci stimulu (kontrolní sezení). Defensivnější (ofensivní) zvířata byla tedy více odvážná a více

neofilní než jedinci s převažující útekovou strategií (*Carere & Locurto, 2011; Carazo et al., 2014*).

Úspěšnost jedince v asociačním testu úzce souvisí s učením (počtem dotyků v tréninkové fázi), korelace je velmi vysoká (Spearmanova korelace, $r = 0,658$, $P < 0,05$). V tréninkové fázi má, podle mého názoru, zcela zásadní roli reaktivita jedince (odvážná, neofilní zvířata, která si nebojí vzít nabízenou potravu a tím se zároveň dotknout stimulu). Samotná vizuální stimulace ale evidentně není dostatečně silná, je proto lepší ji spojit se stimulací taktilní. Reaktivita zvířete má nejsilnější korelaci s Latencí dotyku během kontrolních sezení. Zvířata s převažující defenzivní reaktivitou (ofenzivní zvířata) jsou v latenci dotyku rychlejší než ta, u kterých převažuje reaktivita úteková. Tyto rysy (odvážnost, aktivita a reaktivita) na sobě nemusí být závislé (*Mell et al., 2016*), přesto se zdá, že jedinci s vyšším defenzivním skóre jsou odvážnější a aktivnější než zvířata s útekovým typem reaktivity. Jedinci s převažující útekovou reaktivitou jsou nejspíše plachého osobitního typu, mají tendence být více apatičtí a bojácní. Tyto výsledky reaktivity potvrzuje i vzájemná silná negativní korelace obou typů reaktivního skóre.

Závěry těchto testů tedy potvrzují, že gekončíci jsou schopni se potravní asociaci naučit, pokud je jejich reaktivita defenzivní (ofenzivní), osobita obecně odvážná, a pokud jsou dostatečně motivováni.

Úspěšnost ve všech testech

Do datasetu vyjadřujícího úspěšnost jedince v jednotlivých testech byly vybrány průměrné proměnné, které nejlépe vyjadřují jeho schopnost učení se typu testu. Za každý test byly vybrány dva údaje, aby nedošlo k zavádějícím výsledkům. Za celkové výsledky ve vodním bludišti to byly průměrná dráha (Dráha/sezení) a čas nalezení ostrůvku (Čas/sezení), za testování na experimentální plošině pak míra kompenzace zvláště v obou rychlostech náklonu (ROM 2,5 a ROM 5). Úspěšnost v testu asociačního učení byla určena celkovým součtem dotyků za všechna sezení (Počet dotyků), Počtem útoků (v analýze PCA) a zlogaritmovanou průměrnou latencí dotyku

(LN Latence/sezení, ve Spearmanově korelaci úspěšnosti). Poslední dvě proměnné byly Defensivní a Útěkové skóre z testu reaktivity.

Reaktivita nejspíše odráží samotnou osobnost zvířete, jak jsem již diskutovala v předchozích podkapitolách. Ta je rozlišována podle různých charakteristik v zásadě na dva typy – proaktivní a reaktivní nebo odvážná a plachá (Carazo *et al.*, 2014; Koolhaas *et al.*, 1999). Tyto typy se částečně překrývají – proaktivní osobnost je aktivní, odvážná a ofensivní, její součástí je tedy nejspíše i defensivní reaktivita. Tito jedinci jsou také méně neofobní a rychleji explorigují nové prostředí (Carere & Locurto, 2011). Tyto výsledky tedy potvrzují mé závěry, zvířata s defensivní (ofensivní) reaktivitou měla kratší latence dotyku a vyšší počet dotyků v testu asociačního učení oproti jedincům s útěkovou reaktivitou. I z tohoto důvodu tedy lze usuzovat, že je reaktivita nedílnou součástí osobnosti.

PCA analýza celkové úspěšnosti prokázala souvislosti mezi některými typy testů. Osa PC1 je tvořena zejména údaji z testu asociace (celkové Počty dotyků a útoků) a reaktivity (Defensivní skóre) a naproti nim se na ose nachází proměnná z MWM (průměrný Čas za sezení) a opět reaktivní proměnná (Útěkové skóre). Osa tedy ukazuje přímou souvislost defensivní odpovědi na stresový stimul a výkonu v asociačním učení, a zároveň spojitost útěkové reaktivity a času stráveného hledáním (nebo neaktivitou) v MWM. Potvrzuje tím tedy výsledky z vyhodnocení samotného asociačního učení s reaktivitou, totiž že defensivní (ofensivní, odvážní) jedinci mají vyšší počet dotyků stimulu během sezení. Souvislost útěkové reaktivity a času stráveného v MWM je podobná, neaktivní zvířata (plachá, s útěkovou reaktivitou) neměla dostatečnou motivaci vyhledávat ostrůvek a proto se jejich průměrný čas nalézání ostrůvku prodlužoval.

Tyto závěry jsou potvrzeny i podle marginálního modelu, ve kterém má na průměrný čas nalezení ostrůvku významný vliv počet dotyků během podmiňování. Zvířata rychleji nalézající ostrůvek měla i více dotyků během asociačního pokusu. Tyto výsledky jsou tedy stejné, jako v PCA analýze. Zvířata s defensivní (ofensivní) reaktivitou se více dotýkala stimulu a zároveň rychleji nalézala ostrůvek v MWM.

Osa PC2 této analýzy je korelována hlavně s údaji o míře kompenzace (ROM 2,5 a ROM 5) a také defensivní reaktivitou (Defensivní skóre) a průměrnou

dráhou v sezení (Dráha/sezení) z testu v MWM. Výkon v testu v MWM je tedy ovlivňován schopností kompenzace i defenzivní (ofenzivní) reaktivitou zvířete. Jak již bylo řečeno, proměnná Celková uplavaná dráha lépe odráží schopnost učení v MWM než Čas dosažení ostrůvku. Defenzivní zvířata vykazovala tedy lepší výsledky nejen tomto testu, ale i v testu asociačního učení. Zvířata, která se lépe a rychleji učí (potravní asociaci) jsou tedy lepší i v prostorovém testu založeném na alothetické orientaci. Vyplývá tedy, že existuje přímá souvislost výkonu ve všech testech s reaktivitou zvířete. Souvislost ovšem může být netriviální (nelineární). Jedinci, kteří v personalitních testech dosahují extrémního skóre mohou být kognitivně více zdatní, než jedinci, jejichž personalita není takto diferencovaná (*Carazo et al., 2014*).

U osy PC3 je nejsilnější korelace s průměrnou dráhou za sezení z testu v MWM (Dráha/sezení) a s mírou kompenzace ve vyšších rychlostech náklonu (ROM 5). I zde se tedy potvrzuje spojitost výkonu v MWM a míře kompenzace jedince. Čím vyšší byla míra kompenzace, tím delší byla dráha v MWM. Jak již bylo diskutováno, pro gekončiky je přirozenější nižší rychlost pohybu a zřejmě při něm i lépe kompenzují. Ta zvířata, která více kompenzovala pohyb plošiny ve vyšší rychlosti náklonu, byla zřejmě ta s defenzivní (ofenzivní) reaktivitou (tyto tendence jsou patrné i u Spearmanovy korelace těchto proměnných). Prožívala během rychlého pohybu plošiny větší stres a byla více aktivní, než jedinci s vyšším útekovým skóre. Ti naopak podle Spearmanovy korelace kompenzovali lépe při nižších rychlostech, a to zejména před stimulem. Míra stresu a schopnost se s ním vyrovnávat totiž také záleží na personalitních rysech zvířete. Agresivní, defenzivní zvířata mají obecně míru stresu vyšší, než zvířata klidnější, se strategií útěku (*Mell et al., 2016; Carere & Locurto, 2011*).

Tyto závěry odpovídají i předchozímu rozdělení reaktivit zvířat, totiž že defenzivní (ofenzivní a odvážná) zvířata jsou aktivnější ve všech typech učení, jsou snadněji motivováni k výsledkům a celkově se lépe učí asociaci i v prostorovém testu. Zároveň však na nich byl více patrný vliv stresu při kompenzaci pohybu na plošině. Zvíře má tedy v závislosti na své personalitě výhodu vždy v některém z typů testů – defenzivní (ofenzivní) zvířata se lépe učila v prostorovém testu v MWM a v testu asociačního učení, tedy v testech, ve kterých je zapotřebí aktivity a odvahy. Naopak

jedinci s útěkovou reaktivitou více kompenzovali pohyb plošiny (neprožívali tak vysokou míru stresu) a tak zřejmě i lépe dohlédli na vzdálené značky v MWM. Jejich klidná povaha a velký rozhled by tedy měly zaručovat lepší výsledky testu v MWM, ale často se stalo, že tato zvířata ztratila motivaci a v aréně nebyla aktivní. Je tedy možné, že jedinci s útěkovou reaktivitou během pokusů v MWM habituovali a proto nebyl jejich výkon dobrý. Další otázkou je, jestli je tato charakteristika dobře zvolená – na rozdíl od defenzivní reaktivity (která poměrně odpovídá osobnosti proaktivní a odvážné) může v sobě tento typ reaktivity zahrnovat rysy z obou typů osobnosti, útěkové zvíře nemusí být apatické ke stimulům (reaktivní osobnost) nebo vyloženě plaché („shy“). Útěková reakce na stimul je tedy méně vypovídající o dalších charakteristikách celkové osobnosti zvířete.

Vyplývajícím vysvětlením je, že pojetím těchto tří typů testů (MWM, asociativní učení a míra postojových korekcí) je reaktivita jedince. Je zřejmé, že reaktivita zvířete (která je součástí osobnosti) má vliv na jeho aktivitu a motivaci minimálně u dvou typů testů – orientace ve vodním bludišti a schopnost potravní asociace. Zároveň je zde souvislost míry kompenzace a výsledků z MWM. Zvířata s vyšší mírou kompenzace v progekončika přirozenějším pomalejším pohybu náklonu jsou zřejmě schopna lépe dohlédnout na značky, takto si i lépe zapamatovat jejich podobu a asociovat si ji s prostorem informací.

Závěr

Výsledky této diplomové práce poukazují na určitou spojitost ve výsledcích kognitivních, osobnostních a pohybově performačních testů. Určitá část testovaných gekončíků nočních byla schopna se zlepšovat v celkové uplavané dráze v Morrisově vodním bludišti (téměř 18 %). Ovšem časy nalézání ostrůvku u jednotlivých zvířat buď stagnovaly nebo se zhoršovaly (zhruba u poloviny testovaných jedinců). Domnívám se proto, že čas nalezení ostrůvku odráží hlavně motivaci zvířete a samotný proces učení lépe charakterizuje délka uplavané dráhy v aréně. Tyto závěry jsou zřejmě především ze sezení ve tmě, při kterém zvířata ztratila mimoarénové značky a měla poté problém s orientací. To tedy znamená, že většinou zvířata nejsou k orientaci používány

vnitroarénové značky. Celková uplavaná dráha však také určuje míru aktivity jedince, je proto vhodné ji vždy posuzovat individuálně a podle okolností. Po dvou měsících netrénování v MWM byl výkon zvířat srovnatelný s fází učení (trénink), motivace zvířat jen mírně klesla a jedinci si byli schopni zapamatovat pozici ostrůvku. Po delší pauze (4 měsíce) byl však jejich výkon horší – ostrůvek nalézali déle a jejich dráha byla dlouhá stejně, jako když byli do arény vloženi poprvé. Zvířata se tedy pozici ostrůvku musela částečně učit znovu a zároveň s postupem sezení dále ztrácela motivaci.

Výzkum týkající se postojových korekcí na experimentální plošině prokázal, že gekončící kompenzují pohyb podložky, a to zhruba o 10 %. Evidentně záleží na rychlosti náklonu podložky a v pomalejší (pro gekončíka přirozenější) rychlosti i na stimulaci zvířete. V tomto testu měli určitou výhodu jedinci s útěkovým typem reaktivity, kteří jsou klidnější a lépe kompenzovali pohyb v obecně stresující situaci. Vzhledem k průměrné míře kompenzace je pro gekončíka fyzicky méně náročné dohlédnout na blízké (vnitroarénové) značky a používat je k orientaci, ale většina zvířat používala k navigaci značky vzdálené (mimoarénové), jak potvrdily výsledky samostatného vyhodnocení testu v MWM (zejména fáze Dark, sezení ve tmě) a i předchozí výsledky M. Voňavkové.

Test asociačního učení prokázal, že gekončící jsou schopni se tomuto typu podmiňování naučit, avšak jejich reaktivita musí být dostatečně defensivní (ofensivní a odvážná). V tomto testu se také nejsilněji projevíly osobnostní sklony jedinců (útěková nebo defensivní reaktivita). Defensivní zvířata se dotýkala stimulu rychleji a častěji, než zvířata s útěkovou strategií. Tuto úlohu se celkově naučilo jen málo jedinců (téměř 16 %), což je ale u tohoto typu testu celkem obvyklé. Vliv na výkon mohla mít i nižší teplota v místnosti (během ostatních testů byla zvířata předem temperována) – zároveň je ale nižší teplota u plazů spojována s ofensivní odpovědí na stresový stimul.

Celkové vyhodnocení úspěšnosti v jednotlivých testech prokázalo jisté souvislosti. Zcela určitě spolu souvisí výsledky asociačního učení a typ reaktivity (jak naznačovaly i samostatné výsledky asociačního učení). Spojitost spolu také mají typ reaktivity (útěková) a průměrný čas strávený ve vodním bludišti. Tito jedinci byli v aréně méně aktivní a častěji se uchýlovali ke strategii „floatingu“, čímž narůstal čas

potřebný k nalezení ostrůvku (případně byli aktivní, ale jejich nízká motivace dosáhnouti ostrůvku způsobila zmatené plavání, kterým narůstala délka uplavané dráhy). Jejich motivace byla tedy o dost nižší, než u jedinců s defensivní (ofensivní) odpovědí na stresový stimul.

Shrnuto dohromady, reaktivita, odrážející určité osobnostní charakteristiky, je významným prvkem v dosažených výsledcích u více druhů testů. Defensivní zvířata jsou aktivnější v asociačním učení a v testu v Morrisově vodním bludišti a jsou snadněji motivována k výsledkům, zatímco jedinci s útekovým typem reaktivity méně podléhají stresu v neobvyklých situacích a mají tak také určitou výhodu při pokusech v MWM. Zároveň však rychleji ztrácí motivaci a jejich výkony v prostorovém testu jsou poté obecně horší.

Seznam literatury

- Aboitiz, F. (1994). Homology in the evolution of the cerebral hemispheres. The case of reptilian dorsal ventricular ridge and its possible correspondence with mammalian eocortex. *Journal für Hirnforschung*, 36(4), 461-472.
- Aboitiz, F., Montiel, J., Morales, D., & Concha, M. (2002). Evolutionary divergence of the reptilian and the mammalian brains: considerations on connectivity and development. *Brain research reviews*, 39(2), 141-153.
- Aboitiz, F. (2010). A developmental approach to homology and brain evolution. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83(4), 469-477.
- Abourachid, A., Hackert, R., Herbin, M., Libourel, P. A., Lambert, F., Gioanni, H., & Hugel, V. (2011). Bird terrestrial locomotion as revealed by 3D kinematics. *Zoology*, 114(6), 360-368.
- Alloy, L. B., & Tabachnik, N. (1984). Assessment of covariation by humans and animals: the joint influence of prior expectations and current situational information. *Psychological review*, 91(1), 112-149.
- Baird Day, L., Crews, D., & Wilczynski, W. (2000). Relative medial and dorsal cortex volume in relation to foraging ecology in congeneric lizards. *Brain, behavior and evolution*, 54(6), 314-322.
- Bangasser, D. A., Waxler, D. E., Santollo, J., & Shors, T. J. (2006). Trace conditioning and the hippocampus: the importance of contiguity. *The Journal of neuroscience*, 26(34), 8702-8706.
- Barberini, C. L., & Macpherson, J. M. (1998). Effect of head position on postural orientation and equilibrium. *Experimental brain research*, 122(2), 175-184.
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2009). To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *Journal of Zoology*, 277(1), 1-14.
- Beloozerova, I. N., Sirota, M. G., & Swadlow, H. A. (2003a). Activity of different classes of neurons of the motor cortex during locomotion. *The Journal of neuroscience*, 23(3), 1087-1097.
- Beloozerova, I. N., Sirota, M. G., Swadlow, H. A., Orlovsky, G. N., Popova, L. B., & Deliagina, T. G. (2003b). Activity of different classes of neurons of the motor cortex during postural corrections. *The Journal of neuroscience*, 23(21), 7844-7853.
- Beloozerova, I. N., Zelenin, P. V., Popova, L. B., Orlovsky, G. N., Grillner, S., & Deliagina, T. G. (2003c). Postural control in the rabbit maintaining balance on the tilting platform. *Journal of neurophysiology*, 90(6), 3783-3793.
- Beltrami, G., Bertolucci, C., Parretta, A., Petrucci, F., & Foà, A. (2010). A sky polarization compass in lizards: the central role of the parietal eye. *Journal of Experimental Biology*, 213(12), 2048-2054.
- Benhamou, S., & Poucet, B. (1995). A comparative analysis of spatial memory processes. *Behavioural Processes*, 35(1), 113-126.
- Bennett, A. T. (1996). Do animals have cognitive maps?. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 219-224.
- Bilbo, S. D., Day, L. B., & Wilczynski, W. (2000). Anticholinergic effects in frogs in a Morris water maze analog. *Physiology & behavior*, 69(3), 351-357.
- Bingman, V. P., & Jones, T. J. (1994). Sun compass-based spatial learning impaired in homing pigeons with hippocampal lesions. *The Journal of Neuroscience*, 14(11), 6687-6694.
- Bingman, V. P., & Able, K. P. (2002). Maps in birds: representational mechanisms and neural bases. *Current opinion in neurobiology*, 12(6), 745-750.

- Bingman, V. P., Jechura, T., & Kahn, M. C. (2006). Behavioral and neural mechanisms of homing and migration in birds. *Animal Spatial Cognition: Comparative, Neural, and Computational Approaches*. Dostupné na <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/asc/Bingman>.
- Birn-Jeffery, A. V., & Higham, T. E. (2014). The scaling of uphill and downhill locomotion in legged animals. *Integrative and comparative biology*.
- Blau, A., & Powers, A. S. (1989). Discrimination learning in turtles after lesions of the dorsal cortex or basal forebrain. *Psychobiology*, 17(4), 445-449.
- Bouton, M. E., & Moody, E. W. (2004). Memory processes in classical conditioning. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 28(7), 663-674.
- Broglio, C., Gomez, A., Duran, E., Ocana, F. M., Jiménez-Moya, F., Rodríguez, F., & Salas, C. (2005). Hallmarks of a common forebrain vertebrate plan: specialized pallial areas for spatial, temporal and emotional memory in actinopterygian fish. *Brain research bulletin*, 66(4), 277-281.
- Buhusi, C. V., & Meck, W. H. (2005). What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(10), 755-765.
- Bureš, J., Fenton, A. A., Kaminsky, Y., Wesierska, M., & Zahalka, A. (1998). Rodent navigation after dissociation of the allocentric and idiothetic representations of space. *Neuropharmacology*, 37(4), 689-699.
- Bureš, J., & Fenton, A. A. (2000). Neurophysiology of spatial cognition. *Physiology*, 15(5), 233-240.
- Burghardt, G. M. (2013). Environmental enrichment and cognitive complexity in reptiles and amphibians: concepts, review, and implications for captive populations. *Applied Animal Behaviour Science*, 147(3), 286-298.
- Carazo, P., Noble, D. W., Chandrasoma, D., & Whiting, M. J. (2014). Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. In *Proc. R. Soc. B*, 281(1782), 1-9.
- Carere, C., & Locurto, C. (2011). Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, 57(4), 491-498.
- Carter, A., Goldizen, A., & Heinsohn, R. (2012). Personality and plasticity: temporal behavioural reaction norms in a lizard, the Namibian rock agama. *Animal Behaviour*, 84(2), 471-477.
- Clark, R. E., Manns, J. R., & Squire, L. R. (2002). Classical conditioning, awareness, and brain systems. *Trends in cognitive sciences*, 6(12), 524-531.
- Clayton, N. S. (1995). Development of memory and the hippocampus: comparison of food-storing and nonstoring birds on a one-trial associative memory task. *The Journal of Neuroscience*, 15(4), 2796-2807.
- Cobaugh, A. M. (2013). Husbandry and Care of Reptiles (Chapter 33, ZOOKEEPING). *ZOO's PRINT*, 10, 20-30.
- Colombo, M., & Broadbent, N. (2000). Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus?. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 24(4), 465-484.
- Coomber, P., Crews, D., & Gonzalez-Lima, F. (1997). Independent effects of incubation temperature and gonadal sex on the volume and metabolic capacity of brain nuclei in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*), a lizard with temperature-dependent sex determination. *Journal of Comparative Neurology*, 380(3), 409-421.
- Crews, D., Coomber, P., Baldwin, R., Azad, N., & Gonzalez-Lima, F. (1996). Brain organization in a reptile lacking sex chromosomes: effects of gonadectomy and exogenous testosterone. *Hormones and behavior*, 30(4), 474-486.
- Crews, D., Coomber, P., & Gonzalez-Lima, F. (1997). Effects of age and sociosexual experience on the morphology and metabolic capacity of brain nuclei in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*), a lizard with temperature-dependent sex determination. *Brain research*, 758(1), 169-179.
- Dalla, C., & Shors, T. J. (2009). Sex differences in learning processes of classical and operant conditioning. *Physiology & behavior*, 97(2), 229-238.

- Day, L. B., Crews, D., & Wilczynski, W. (2001). Effects of medial and dorsal cortex lesions on spatial memory in lizards. *Behavioural brain research*, 118(1), 27-42.
- Day, L. B., Ismail, N., & Wilczynski, W. (2003). Use of position and feature cues in discrimination learning by the whiptail lizard (*Cnemidophorus inornatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(4), 440-448.
- Deliagina, T., Beloozerova, I. N., Popova, L. B., Sirota, M. G., Swadlow, H. A., Grant, G., & Orlovsky, G. N. (2000). Role of different sensory inputs for maintenance of body posture in sitting rat and rabbit. *Motor control*, 4(4), 439-452.
- Deliagina, T. G., & Orlovsky, G. N. (2002). Comparative neurobiology of postural control. *Current opinion in neurobiology*, 12(6), 652-657.
- Deliagina, T. G., Zelenin, P. V., Beloozerova, I. N., & Orlovsky, G. N. (2007). Nervous mechanisms controlling body posture. *Physiology & behavior*, 92(1), 148-154.
- Dial, B. E., & Fitzpatrick, L. C. (1981). The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). *Oecologia*, 51(3), 310-317.
- Dieringer, N., & Precht, W. (1982). Compensatory head and eye movements in the frog and their contribution to stabilization of gaze. *Experimental brain research*, 47(3), 394-406.
- Dieringer, N. (1987). The role of compensatory eye and head movements for gaze stabilization in the unrestrained frog. *Brain research*, 404(1), 33-38.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 81-89.
- Dodge, K. L., Galuardi, B., & Lutcavage, M. E. (2015). Orientation behaviour of leatherback sea turtles within the North Atlantic subtropical gyre. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282(1804), 1-7.
- Ellis-Quinn, B. A., & Simony, C. A. (2004). 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(6), 397-407.
- Erichsen, J. T., Hodos, W., Evinger, C., Bessette, B. B., & Phillips, S. J. (1989). Head orientation in pigeons: postural, locomotor and visual determinants. *Brain, behavior and evolution*, 33(5), 268-278.
- Etienne, A. S., & Jeffery, K. J. (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus*, 14(2), 180-192.
- Everitt, B. J., Parkinson, J. A., Olmstead, M. C., Arroyo, M., Robledo, P., & Robbins, T. W. (1999). Associative processes in addiction and reward: the role of amygdala-ventral striatal subsystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 877(1), 412-438.
- Fagan, W. F., Lewis, M. A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., & Forester, J. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology letters*, 16(10), 1316-1329.
- Farley, C. T., & Ko, T. C. (1997). Mechanics of locomotion in lizards. *Journal of Experimental Biology*, 200(16), 2177-2188.
- Farrell, W. J., & Wilczynski, W. (2006). Aggressive experience alters place preference in green anole lizards, *Anolis carolinensis*. *Animal behaviour*, 71(5), 1155-1164.
- Flores, D., Tousignant, A., & Crews, D. (1994). Incubation temperature affects the behavior of adult leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Physiology & behavior*, 55(6), 1067-1072.
- Foà, A., Basaglia, F., Beltrami, G., Carnacina, M., Moretto, E., & Bertolucci, C. (2009). Orientation of lizards in a Morris water-maze: roles of the sun compass and the parietal eye. *Journal of Experimental Biology*, 212(18), 2918-2924.
- Gaalema, D. E. (2011). Visual discrimination and reversal learning in rough-necked monitor lizards (*Varanus rudicollis*). *Journal of Comparative Psychology*, 125(2), 246.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge, MA, US: The MIT Press.
- Gamble, T. (2010). A review of sex determining mechanisms in geckos (Gekkota: Squamata). *Sexual Development*, 4(1-2), 88-103.

- Gatesy, S. M. (1991). Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. *Journal of Zoology*, 224(4), 577-588.
- Gaulin, S. J., & Fitzgerald, R. W. (1989). Sexual selection for spatial-learning ability. *Animal behaviour*, 37, 322-331.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research?. *Psychological bulletin*, 127(1), 45-86.
- Grieves, R. M., & Dudchenko, P. A. (2013). Cognitive maps and spatial inference in animals: Rats fail to take a novel shortcut, but can take a previously experienced one. *Learning and Motivation*, 44(2), 81-92.
- Grillner, S., Georgopoulos, A. P., & Jordan, L. M. (1997). Selection and Initiation of Motor Behavior. In Stein, Paul S. G. *Neurons, networks, and motor behavior*. Cambridge, MA, US: The MIT Press. ISBN 0262193906.
- Grisham, W., & Powers, A. S. (1989). Function of the dorsal and medial cortex of turtles in learning. *Behavioral neuroscience*, 103(5), 991-997.
- Haque, A., Zakir, M., & Dickman, J. D. (2008). Recovery of gaze stability during vestibular regeneration. *Journal of neurophysiology*, 99(2), 853-865.
- Head, M. L., Keogh, J. S., & Doughty, P. (2002). Experimental evidence of an age-specific shift in chemical detection of predators in a lizard. *Journal of chemical ecology*, 28(3), 541-554.
- Healy, S. D., Bacon, I. E., Haggis, O., Harris, A. P., & Kelley, L. A. (2009). Explanations for variation in cognitive ability: behavioural ecology meets comparative cognition. *Behavioural Processes*, 80(3), 288-294.
- Heath, J. E., Northcutt, R. G., & Barber, R. P. (1969). Rotational optokinesis in reptiles and its bearing on pupillary shape. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 62(1), 75-85.
- Hernandez-Divers, S. J. (2001). Clinical aspects of reptile behavior. *Veterinary Clinics of North America Exotic Animal Practice*, 4, 599-612.
- Hertz, P. E., Huey, R. B., & Nevo, E. (1982). Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour*, 30(3), 677-679.
- Herzog, H. A., Bowers, B. B., & Burghardt, G. M. (1989). Development of antipredator responses in snakes: IV. Interspecific and intraspecific differences in habituation of defensive behavior. *Developmental Psychobiology*, 22(5), 489-508.
- Higham, T. E., & Russell, A. P. (2010). Divergence in locomotor performance, ecology, and morphology between two sympatric sister species of desert-dwelling gecko. *Biological journal of the Linnean Society*, 101(4), 860-869.
- Holding, M. L., Frazier, J. A., Taylor, E. N., & Strand, C. R. (2012). Experimentally altered navigational demands induce changes in the cortical forebrain of free-ranging Northern Pacific Rattlesnakes (*Crotalus o. oreganus*). *Brain, behavior and evolution*, 79(3), 144-154.
- Holland, P. C., & Bouton, M. E. (1999). Hippocampus and context in classical conditioning. *Current opinion in neurobiology*, 9(2), 195-202.
- Horak, F. B. (2006). Postural orientation and equilibrium: what do we need to know about neural control of balance to prevent falls?. *Age and ageing*, 35(2), 7-11.
- Cheng, K. (1986). A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition*, 23(2), 149-178.
- Ijichi, C. L., Collins, L. M., & Elwood, R. W. (2013). Evidence for the role of personality in stereotypy predisposition. *Animal Behaviour*, 85(6), 1145-1151.
- Jacobs, L. F. (2003). The evolution of the cognitive map. *Brain, behavior and evolution*, 62(2), 128-139.
- Jacobs, L. F., & Schenk, F. (2003). Unpacking the cognitive map: the parallel map theory of hippocampal function. *Psychological review*, 110(2), 285-315.
- Jančúchová-Lásková, J., Landová, E., & Frynta, D. (2015). Experimental Crossing of Two Distinct Species of Leopard Geckos, *Eublepharis angramainyu* and *E. macularius*: Viability, Fertility and Phenotypic Variation of the Hybrids. *PloS one*, 10(12).

- Jarvis, E. D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., & Striedter, G. (2005). Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 151-159.
- Jenssen, T. A. (2002). Spatial awareness by the lizard *Anolis cristatellus*: why should a non-ranging species demonstrate homing behavior?. *Herpetologica*, 58(3), 364-371.
- Keifer, J. (1992). In vitro eye-blink reflex model: role of excitatory amino acids and labeling of network activity with sulforhodamine. *Experimental brain research*, 97(2), 239-253.
- Keifer, J., Armstrong, K. E., & Houk, J. C. (1995). In vitro classical conditioning of abducens nerve discharge in turtles. *The Journal of neuroscience*, 15(7), 5036-5048.
- Kesner, R. P., & Olton, D. S. (2014). *Neurobiology of Comparative Cognition*. Psychology Press.
- Khan, M. S. (2008). Biology and distribution of geckos of genus *Indogekko* Khan, 2003 (Sauria: Gekkonidae). *Russian Journal of Herpetology*, 15(2), 87-92.
- Khan, M. Z., Ghalib, S. A., Siddiqui, S., Yasmeen, G., Siddiqui, T. F., Abbas, D., & Zehra, A. (2012). Current status and distribution of reptiles of Sindh. *Journal of Basic and Applied Sciences*, 8, 26-34.
- Klatzky, R. L. (1998). Allocentric and egocentric spatial representations: Definitions, distinctions, and interconnections. In Freksa Ch., & Habel, Ch. *Spatial cognition an interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge*. Berlin: Springer, 1998. ISBN 9783540693420, 1-17.
- Kleinginna Jr, P. R. (1970). Operant conditioning in the indigo snake. *Psychonomic Science*, 18(1), 53-55.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(7), 925-935.
- Kratochvíl, L., & Frynta, D. (2002). Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(2), 303-314.
- Kratochvíl, L., Kubička, L., & Landová, E. (2008). Does the mechanism of sex determination constrain the potential for sex manipulation? A test in geckos with contrasting sex-determining systems. *Naturwissenschaften*, 95(3), 209-215.
- Krochmal, A. R., Roth, T. C., Rush, S., & Wachter, K. (2015). Turtles outsmart rapid environmental change: the role of cognition in navigation. *Communicative & integrative biology*, 8(6).
- Kryukov, V. I. (2012). Towards a unified model of pavlovian conditioning: short review of trace conditioning models. *Cognitive neurodynamics*, 6(5), 377-398.
- Kutilek, P., Socha, V., Schlenker, J., Skoda, D., Hybl, J., Frynta, D., & Kurali, A. (2015). System for measuring movement response of small animals to changes in their orientation. In *Applied Electronics (AE), 2015 International Conference*, 139-144.
- Laberge, F., Mühlenbrock-Lenter, S., Grunwald, W., & Roth, G. (2006). Evolution of the amygdala: new insights from studies in amphibians. *Brain, Behavior and Evolution*, 67(4), 177-187.
- LaDage, L. D., Gutzke, W. H., Simmons, R. A., & Ferkin, M. H. (2008). Multiple mating increases fecundity, fertility and relative clutch mass in the female leopard gecko (*Eublepharis macularius*). *Ethology*, 114(5), 8, 512-520.
- LaDage, L. D., Roth, T. C., Cerjanic, A. M., Sinervo, B., & Pravosudov, V. V. (2012). Spatial memory: are lizards really deficient? *Biology letters*, , 939-941.
- Landová, E., Jančúchová-Lásková, J., Musilová, V., Kadochová, Š., & Frynta, D. (2013). Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(7), 1113-1122.
- Landová, E., Musilová, V., Polák, J., Sedláčková, K., & Frynta, D. (2016). Antipredatory reaction of the leopard gecko *Eublepharis macularius* to snake predators. *Current Zoology*, 1-12.

- Lattal, K. M., Mullen, M. T., & Abel, T. (2003). Extinction, renewal, and spontaneous recovery of a spatial preference in the water maze. *Behavioral neuroscience*, 117(5), 1017-1028.
- Le Galliard, J. F., Paquet, M., & Mugabo, M. (2015). An experimental test of density-dependent selection on temperament traits of activity, boldness and sociability. *Journal of evolutionary biology*, 28(5), 1144-1155.
- Leal, M., & Powell, B. J. (2012). Behavioural flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology Letters*, 8(1), 28-30.
- Lechner, H. A., Baxter, D. A., & Byrne, J. H. (2000). Classical conditioning of feeding in *Aplysia*: I. Behavioral analysis. *The Journal of Neuroscience*, 20(9), 3369-3376.
- Leggio, M. G., Federico, F., Neri, P., Graziano, A., Mandolesi, L., & Petrosini, L. (2006). NMDA receptor activity in learning spatial procedural strategies: The influence of hippocampal lesions. *Brain research bulletin*, 70(4), 347-355.
- Lieder, F., Goodman, N. D., & Huys, Q. J. (2013). Learned helplessness and generalization. In *Cognitive Science Conference*, 900-905.
- Lohmann, K., & Lohmann, C. (1994). Acquisition of magnetic directional preference in hatchling loggerhead sea turtles. *The Journal of experimental biology*, 190(1), 1-8.
- Lohmann, K. J., Hester, J. T., & Lohmann, C. M. F. (1999). Long-distance navigation in sea turtles. *Ethology Ecology & Evolution*, 11(1), 1-23.
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M., & Putman, N. F. (2007). Magnetic maps in animals: nature's GPS. *Journal of Experimental Biology*, 210(21), 3697-3705.
- López, J. C., Rodríguez, F., Gómez, Y., Vargas, J. P., Broglio, C., & Salas, C. (2000). Place and cue learning in turtles. *Animal Learning & Behavior*, 28(4), 360-372.
- López, J. C., Vargas, J. P., Gómez, Y., & Salas, C. (2003). Spatial and non-spatial learning in turtles: the role of medial cortex. *Behavioural brain research*, 143(2), 109-120.
- López, P., Hawlena, D., Polo, V., Amo, L., & Martín, J. (2005). Sources of individual shy–bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Animal Behaviour*, 69(1), 1-9.
- Maier, S. F., & Seligman, M. E. (1976). Learned helplessness: Theory and evidence. *Journal of experimental psychology:general*, 105(1), 3-46.
- Mason, R. T., & Gutzke, W. H. (1990). Sex recognition in the leopard gecko, *Eublepharis macularius* (Sauria: Gekkonidae) Possible mediation by skin-derived semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 16(1), 27-36.
- Matrov, D., Kolts, I., & Harro, J. (2007). Cerebral oxidative metabolism in rats with high and low exploratory activity. *Neuroscience letters*, 413(2), 154-158.
- Mattingly, W. B., & Jayne, B. C. (2005). The choice of arboreal escape paths and its consequences for the locomotor behaviour of four species of *Anolis* lizards. *Animal Behaviour*, 70(6), 1239-1250.
- McEvoy, J., While, G. M., Sinn, D. L., Carver, S., & Wapstra, E. (2015). Behavioural syndromes and structural and temporal consistency of behavioural traits in a social lizard. *Journal of Zoology*, 296(1), 58-66.
- McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I., & Moser, M. B. (2006). Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(8), 663-678.
- Meilinger, T., & Vosgerau, G. (2010). Putting egocentric and allocentric into perspective. In Hölscher Ch., et al. *Spatial cognition VII International Conference Spatial Cognition 2010*, Mt. Hood/Portland, OR, USA. Berlin: Springer, 2010. ISBN 9783642147494, 207-221.
- Mell, H., Jossierand, R., Decencièrè, B., Artacho, P., Meylan, S., & Le Galliard, J. F. (2016). Do personalities co-vary with metabolic expenditure and glucocorticoid stress response in adult lizards?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(6), 951-961.
- Meyer-Rochow, V. B. (2014). Polarization sensitivity in reptiles. In Horváth, G., *Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences*. New York: Springer, 2014. ISBN 9783642547171, 265-274.

- Mittelstaedt, M. L., & Mittelstaedt, H. (1980). Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*, 67(11), 566-567.
- Montiel, J. F., Vasistha, N. A., Garcia-Moreno, F., & Molnár, Z. (2016). From sauropsids to mammals and back: new approaches to comparative cortical development. *Journal of Comparative Neurology*, 524(3), 630-645.
- Morris, R. G., Garrud, P., Rawlins, J. N. P., & O'Keefe, J. (1982). Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature*, 297(5868), 681-683.
- Morris, R. G. (1984). Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. *Journal of neuroscience methods*, 11(1), 47-60.
- Morris, R. G. (2001). Episodic-like memory in animals: Psychological criteria, neural mechanisms and the value of episodic-like tasks to investigate animal models of neurodegenerative disease. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 356(1413), 1453-1465.
- Moscovitch, M., Rosenbaum, R. S., Gilboa, A., Addis, D. R., Westmacott, R., Grady, C., ... & Nadel, L. (2005). Functional neuroanatomy of remote episodic, semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. *Journal of anatomy*, 207(1), 35-66.
- Moser, E. I., Kropff, E., & Moser, M. B. (2008). Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Neuroscience*, 31(1), 69-89.
- Mueller-Paul, J., Wilkinson, A., Hall, G., & Huber, L. (2012a). Radial-arm-maze behavior of the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, 126(3), 305-317.
- Mueller-Paul, J., Wilkinson, A., Hall, G., & Huber, L. (2012b). Response-stereotypy in the jewelled lizard (*Timon lepidus*) in a radial-arm maze. *Herpetology Notes*, 5, 243-246.
- Nam, W., Seo, T., Kim, B., Jeon, D., Cho, K. J., & Kim, J. (2009). Kinematic analysis and experimental verification on the locomotion of gecko. *Journal of Bionic Engineering*, 6(3), 246-254.
- Noble, D. W., Carazo, P., & Whiting, M. J. (2012). Learning outdoors: male lizards show flexible spatial learning under semi-natural conditions. *Biology letters*, 8(6), 946-948.
- Northcutt, R. G. (2013). Variation in reptilian brains and cognition. *Brain, behavior and evolution*, 82(1), 45-54.
- O'Keefe, J., Burgess, N., Donnett, J. G., Jeffery, K. J., & Maguire, E. A. (1998). Place cells, navigational accuracy, and the human hippocampus. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 353(1373), 1333-1340.
- Pavlov, I. P. (1928). *Lectures on conditioned reflexes: Twenty-five years of objective study of the higher nervous activity (behaviour) of animals*. New York, NY, US: Liverwright Publishing Corporation, 414 pp.
- Pavlov, I. P. & Anrep, G. V (2003). *Conditioned reflexes*. Mineola, N.Y.: Dover Publications., 2003. ISBN 0486430936.
- Pearce, J. M. (2008). *Animal learning & cognition: an introduction*. Třetí vydání. Hove and New York: Psychology Press. ISBN 978-1-84169-655-3.
- Perry, A., Bauer, G. B., & Dizon, A. E. (1985). Magnetoreception and biomineralization of magnetite in amphibians and reptiles. In Kirschvink, J., Jones, D. S., & MacFadden, B. J. *Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms a new biomagnetism*. Boston, MA: Springer US, 1996. ISBN 9781461303138, 439-453.
- 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*; 13(4), 195-200.
- Petrillo, M., Ritter, C. A., & Powers, A. S. (1994). A role for acetylcholine in spatial memory in turtles. *Physiology & behavior*, 56(1), 135-141.

- Phillips, J. B., Deutschlander, M. E., Freake, M. J., & Borland, S. C. (2001). The role of extraocular photoreceptors in newt magnetic compass orientation: parallels between light-dependent magnetoreception and polarized light detection in vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 204(14), 2543-2552.
- Phillips, J. B., Freake, M. J., Fischer, J. H., & Borland, C. S. (2002). Behavioral titration of a magnetic map coordinate. *Journal of Comparative Physiology A*, 188(2), 157-160.
- Phillips, J. B., Schmidt-Koenig, K., & Muheim, R. (2006). True navigation: sensory bases of gradient maps. Brown MF, Cook R, G., editors. *Animal Spatial Cognition: Comparative, Neural & Computational Approaches: Comparative Cognition Society*. Dostupné na <http://pigeon.psy.tufts.edu/asc/Phillips/Default.htm>
- Poch, J., & Dever, J. (2003). Leopard Gecko *Eublepharis macularius*.
- Powell, R. W. (1967). Avoidance and escape conditioning in lizards. *Psychological reports*, 20(2), 583-586.
- Putman, N. F., Verley, P., Endres, C. S., & Lohmann, K. J. (2015). Magnetic navigation behavior and the oceanic ecology of young loggerhead sea turtles. *Journal of Experimental Biology*, 218(7), 1044-1050.
- Rhen, T., & Crews, D. (2000). Organization and Activation of Sexual and Agonistic Behavior in the Leopard Gecko, *Eublepharis macularius*. *Neuroendocrinology*, 71(4), 252-261.
- Rodriguez, F., López, J. C., Vargas, J. P., Gómez, Y., Broglio, C., & Salas, C. (2002). Conservation of spatial memory function in the pallial forebrain of reptiles and ray-finned fishes. *The Journal of neuroscience*, 22(7), 2894-2903.
- Sakata, J. T., Gupta, A., Chuang, C. P., & Crews, D. (2002). Social experience affects territorial and reproductive behaviours in male leopard geckos, *Eublepharis macularius*. *Animal Behaviour*, 63(3), 487-493.
- Salas, C., Broglio, C., & Rodríguez, F. (2003). Evolution of forebrain and spatial cognition in vertebrates: conservation across diversity. *Brain, Behavior and Evolution*, 62(2), 72-82.
- Salwiczek, L. H., Watanabe, A., & Clayton, N. S. (2010). Ten years of research into avian models of episodic-like memory and its implications for developmental and comparative cognition. *Behavioural Brain Research*, 215(2), 221-234.
- Seufer, H., Kaverkin, Y., & Kirschner, A. (2005). *The eyelash geckos: care, breeding and natural history*. Kirschner & Seuffer Verlag, 2005. ISBN 9783980420785.
- Squire, L. R., & Zola-Morgan, S. (1991). The Medial Temporal Lobe Memory System. *Science*, 253, 1380-1386.
- Stahl, S. J. (2003). Pet lizard conditions and syndromes. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine*, 12(3), 162-182.
- Stapley, J., & Keogh, J. S. (2004). Exploratory and antipredator behaviours differ between territorial and nonterritorial male lizards. *Animal Behaviour*, 68(4), 841-846.
- Steele, L. J., & Cooper Jr, W. E. (1997). Investigations of pheromonal discrimination between conspecific individuals by male and female leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Herpetologica*, 475-484.
- Stone, A., Ford, N. B., & Holtzman, D. A. (2000). Spatial learning and shelter selection by juvenile spotted pythons, *Antaresia maculosus*. *Journal of Herpetology*, 575-587.
- Stuchlík, A. (2003). Prostor a prostorová orientace. *Cesk Fysiol*, 52(1), 22-33.
- Stuchlík, A. (2004). Úlohy aktivního a pasivního vyhýbání se místu: slibné nástroje v kognitivních neurovědách. *Psychiatrie*; 8(1), 17-20.
- Suchomelová, P., Jančúchová-Lásková, J., Landová, E., & Frynta, D. (2015). Experimental assessment of social interactions in two species of the genus *Teratoscincus* (Gekkota). *Behavioural processes*, 120, 14-24.
- Székelly, A. D. (1999). The avian hippocampal formation: subdivisions and connectivity. *Behavioural brain research*, 98(2), 219-225.
- Takabayashi, A., Ohmura, T., & Mori, S. (2002). Relationship between head orientation and torsional eye movements in goldfish during linear acceleration. *Advances in Space Research*, 30(4), 739-744.

- Thompson, R. F. (1986). The neurobiology of learning and memory. *Science*, 233(4767), 941-947.
- Thompson, R. F., & Steinmetz, J. E. (2009). The role of the cerebellum in classical conditioning of discrete behavioral responses. *Neuroscience*, 162(3), 732-755.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological review*, 55(4), 189-208.
- Trník, M., Albrechtová, J., & Kratochvíl, L. (2011). Persistent effect of incubation temperature on stress-induced behavior in the Yucatan banded gecko (*Coleonyx elegans*). *Journal of Comparative Psychology*, 125(1), 22-30.
- Viets, B. E., Tousignant, A., Ewert, M. A., Nelson, C. E., & Crews, D. (1993). Temperature-dependent sex determination in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Journal of Experimental Zoology*, 265(6), 679-683.
- Zug, G. R., Vitt, L. J., & Caldwell, J.P. (2001). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Druhé vydání. San Diego: Academic Press. ISBN 0-12-782622-X.
- Vollmayr, B., & Gass, P. (2013). Learned helplessness: unique features and translational value of a cognitive depression model. *Cell and tissue research*, 354(1), 171-178.
- Voňavková, M. (2013). Testování prostorové orientace u gekončika nočního *Eublepharis macularius*. Nepublikovaná diplomová práce. Praha: Univerzita Karlova v Praze.
- Wagner, A. R. (1981). SOP: A model of automatic memory processing in animal behavior. *Information processing in animals: Memory mechanisms*, 85, 5-47.
- Webb, J. K., Du, W. G., Pike, D. A., & Shine, R. (2009). Chemical cues from both dangerous and nondangerous snakes elicit antipredator behaviours from a nocturnal lizard. *Animal Behaviour*, 77(6), 1471-1478.
- Weiss, E., & Wilson, S. (2003). The use of classical and operant conditioning in training Aldabra tortoises (*Geochelone gigantea*) for venipuncture and other husbandry issues. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 6(1), 33-38.
- Whishaw, I. Q. (1991). Latent learning in a swimming pool place task by rats: Evidence for the use of associative and not cognitive mapping processes. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 43(1), 83-103.
- Wilkinson, A., & Huber, L. (2012). Cold-blooded cognition: reptilian cognitive abilities. *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology*. Oxford University Press, New Jersey, 129-143.
- Woo, K. L., Hunt, M., Harper, D., Nelson, N. J., Daugherty, C. H., & Bell, B. D. (2009). Discrimination of flicker frequency rates in the reptile tuatara (*Sphenodon*). *Naturwissenschaften*, 96(3), 415-419.
- Xiang, Y., Yakushin, S. B., Kunin, M., Raphan, T., & Cohen, B. (2008). Head stabilization by vestibulocollic reflexes during quadrupedal locomotion in monkey. *Journal of neurophysiology*, 100(2), 763-780.
- Zaaf, A., Van Damme, R., Herrel, A., & Aerts, P. (2001). Spatio-temporal gait characteristics of level and vertical locomotion in a ground-dwelling and a climbing gecko. *Journal of Experimental Biology*, 204(7), 1233-1246.