

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Alexandra Polonyiová

Kognitivní schopnosti plazů a metody jejich výzkumu

Cognitive abilities in reptiles and relevant research methodology

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Pavel Němec, Ph.D.

Praha 2018

Poděkování: Chtěla bych především poděkovat mému školiteli a mé konzultantce za neuvěřitelnou pomoc, cenné rady a trpělivost při psaní této práce.

Prohlášení

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

V Praze 10.8.2018

Podpis:

ABSTRAKT

Plazi jsou při výzkumu kognitivních schopností blanatých (Amniota) opomíjenou skupinou. Vzhledem k jejich fylogenetickým vztahům k ptákům a savcům jsou však poznatky o stavbě mozku a kognitivních schopnostech plazů důležité pro pochopení jejich evoluce u ostatních skupin amniot. V této práci shrnuji dostupnou literaturu o kognitivních schopnostech plazů, která se soustředí především na prostorovou orientaci, jako je orientace podle různých vizuálních vodítek a kompasu, asociativní učení, především vizuální diskriminaci a operantní podmiňování, a na sociální učení. Ukazuje se, že někteří plazi jsou schopni flexibilního chování a při vhodně zvolené metodice obstojí v celé řadě kognitivních úloh. Překvapivé jsou především schopnosti sociálního učení u solitérně žijících druhů. V práci je stručně zmíněna také velikost a stavba mozku plazů, který představuje neurální substrát pro tyto schopnosti.

Klíčová slova: plazi, kognitivní schopnosti, velikost mozku, stavba mozku, prostorová orientace, asociativní učení, sociální učení

ABSTRACT

Reptiles are a neglected group in the study of cognitive abilities of Amniota. Due to their phylogenetic relationship with birds and mammals, knowledge about reptile brains and cognition is important to understanding their evolution in other amniote groups. In this thesis, I summarized the literature on cognitive abilities in reptiles, which focuses on spatial orientation, such as orientation based on visual cues or compass navigation, associative learning, mainly visual discrimination and operant conditioning, and social learning. It has been shown that some reptilian species are capable of flexible behaviour and, given the right methodology, can successfully solve a number of cognitive tasks. I also briefly treated the size and structure of reptile brains, providing the neural substrate for these abilities.

Keywords: reptile, cognitive abilities, brain size, brain structure, spatial orientation, associative learning, social learning

OBSAH

1. Úvod	1
2. Velikost mozku	1
3. Stavba mozku	2
4. Kognitivní schopnosti	4
4.1. Metodika	4
4.1.1. Odměna a motivace	4
4.1.2. Teplota	5
4.1.3. Inkubace	5
4.1.4. Personalita	6
4.2. Prostorová orientace	7
4.2.1. Způsoby orientace	7
4.2.1.1. Orientace pomocí jednoho vizuálního vodítka	7
4.2.1.2. Orientace na základě mapy	8
4.2.1.3. Orientace podle kompasu	9
4.3. Asociativní učení	12
4.3.1. Klasické podmiňování zaměřené na vnímání barev	13
4.3.2. Vnímání videa a fotografií	15
4.3.3. Operantní podmiňování	15
4.4. Sociální učení	16
4.4.1. Sociální učení u platů	17
4.4.2. Testování sociálního učení	17
4.5. Reverzní učení	19
5. Závěr	20
6. Seznam použité literatury	22

1. ÚVOD

Plazi jsou parafyletickou skupinou amniot, která zahrnuje přes 8000 druhů žijících na všech kontinentech mimo Antarktidu a polárních oblastí, kde je jejich výskyt limitován teplotou. Žijící plazi se rozdělují na lepidosaury (*Lepidosauria*), kam patří hatérie (*Sphenodontida*) a šupinatí (*Squamata*), archosaury (*Archosauria*), kam patří krokodýli (*Crocodylia*) a vyhynulé skupiny, ze kterých se vyvinuli ptáci a želvy (*Testudines*). Všichni plazi kromě želv mají diapsidní lebku, což znamená, že mají dva páry spánkových jam v lebce. Anapsidní lebka želv bez spánkových byla považována za starobylý znak, a proto byly dlouhou dobu řazeny jako bazální linie k ostatním plazům. Jinou hypotézou byla jejich příbuznost k šupinatým (Lyson et al., 2012), v poslední době však převládá názor, že jsou želvy sesterskou skupinou archosaurů (Crawford et al., 2012).

Oproti kognitivním testům prováděným na savcích a ptácích, byli plazi dlouho zanedbáváni. Jako jeden z prvních se studiem kognitivních schopností u plazů zabýval Yerkes v roce 1901, který testoval želvy *Clemmys guttata* v prostorovém bludišti, ale větší pozornosti se kognitivní schopnosti plazů dočkaly až v druhé polovině 20. století. Příčinou malého počtu studií zabývajících se plazi kognicí mohl být zpočátku skeptický pohled na schopnost učení u plazů, ale například želvy *Geochelone carbonaria* obstály v testech v osmiramenném bludišti (Wilkinson et al., 2009), ve kterém byly testováni potkani (Olton et al., 1977) a ukazuje se, že alespoň někteří plazi se dokáží orientovat podle mentální mapy (López et al., 2000). I v současné době je většina pokusů zkoumajících kognitivní schopnosti soustředěna především na želvy a šupinaté, chybí větší srovnání mezi jednotlivými skupinami.

2. VELIKOST MOZKU

Velikost mozku je často spojována s úrovní kognitivních schopností a složitostí různých prvků chování (Chittka & Niven, 2009). K mezidruhovému srovnání se používá především relativní velikost mozku, což je buď prostý poměr hmotnosti mozku a těla, nebo častěji reziduál odvozený od alometrického vztahu hmotnosti mozku a těla. Nejvyšší pozornosti se tradičně dostávalo savcům a ptákům (Martin, 1981). Plazi mají oproti savcům a ptákům malý mozek, a to ať bereme v úvahu absolutní či relativní velikost mozku, která je u savců a ptáků průměrně až desetinásobná než u plazů, což může být i důvod, proč byli tak podceňováni ohledně jejich kognitivních schopností (Northcutt, 2013).

I přes to, že zájem výzkumníků o plazy v posledních letech vzrůstá, dat týkajících se velikosti mozku je zatím málo, obzvláště ve srovnání s ptáky či savci, a nejsou rovnoměrně zastoupeny u všech skupin (van Dogen, 1998). Převážná část výzkumu v této oblasti se soustředila na šupinaté, a například u krokodýlů byla relativní velikost mozku zjištěna jen u dvou druhů. Dostupná data mají většinou charakter informace o hmotnosti celého mozku, informace o velikosti jeho částí zpravidla nejsou k dispozici (Northcutt, 2013).

Absolutní velikost mozku u recentních plazů se pohybuje od několika setin gramu u některých malých ještěřů až po více než 20 gramů u krokodýlů a velkých želv. Nejmenší relativní hmotnost mozku mají želvy a hadi, kteří mohou mít až dvakrát menší mozek než jiní stejně velcí plazi. U želv je malá relativní velikost mozku způsobena přítomností krunýře, který zvyšuje hmotnost zvířete, a poměr hmotnosti mozku ku hmotnosti těla je tak nižší. U hadů je nízká relativní hmotnost mozku vysvětlena jejich stavbou těla (van Dogen, 1998).

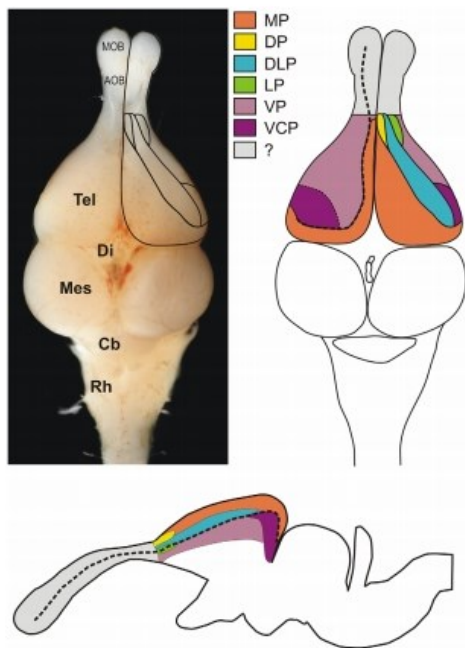
I přes počet srovnávacích studií založených na relativní velikosti mozku, ji nemůžeme brát jako relevantní ukazatel kognitivních schopností (Healy & Rowe, 2007). Například želvy, které jsou často používány v pokusech zaměřených na testování kognitivních schopností, dosahují přinejmenším stejně dobrých výsledků jako ještěři s větší relativní velikostí mozku.

3. STAVBA MOZKU

Stavba mozku u plazů je důležitým tématem výzkumu díky jejich fylogenetickým vztahům k ptákům a savcům, a tak je často kladen důraz na hledání homologických struktur. Oproti obojživelníkům mají plazi větší mozek a dochází především k rozvoji koncového mozku. Mozek je lineárně segmentovaný, s dopředu vybíhajícími čichovými laloky, největší částí jsou hemisféry koncového mozku.

Plazi mají třívrstevnou mozkovou kůru, zatímco savci mají šestivrstevný neokortex a u ptáků není pallium (homolog korových oblastí) rozvrstvené (Güntürkün et al., 2017). Ukazuje se, že u plazů je pro prostorovou orientaci důležitý mediální kortex, který je homologický hippokampu u ptáků a savců a zastává stejnou funkci (Rodríguez et al., 2002a). Pokusy na želvách *Trachemys scripta* ukázaly, že při lézích na mediálním kortexu byla narušena prostorová orientace a zvířata s tímto poškozením selhávala při testech v bludišti, které zdraví jedinci zvládali (Rodríguez et al., 2002b), což podporuje názor, že mediální kortex u plazů by mohl mít stejnou funkci jako savčí hippokampus. Poškození mediálního kortexu ale nevedlo k úplnému poškození prostorové orientace a učení, jelikož při pokusech, kde se želvy v bludišti

měly orientovat podle jednoho výrazného vodítka, neměly menší úspěšnost oproti zdravým jedincům, tudíž má nejspíše vliv na orientaci na základě mapy.



Obr. 1 – Dorzální a laterální pohled na mozek ještěrky *Psammodromus algirus* (Desfilis et al., 2018)

Na fotografii jsou popsány hlavní části mozku – telencephalon (Tel), diencephalon (Di), mesencephalon (Mes), cerebellum (Cer), rhombocephalon (Rh) a čichové laloky (MOB a AOB). Na schématu jsou vyznačeny části pallia – mediální pallium (MP), dorzální pallium (DP), laterální pallium (LP) a ventrální pallium (VP), dorsolaterální pallium (DLP) a ventrokaudální pallium (VCP)

Důležitou strukturou u plazů a ptáků je dorzální komorový hřeben (DVR – dorsal ventricular ridge) vznikající z ventrálního pallia, který se rozděluje na anteriorní a posteriorní část, na jeho stavbě se podílí i jádra amygdaloidního komplexu (Güntürkün et al., 2017). DVR se podílí na zpracování sensorických informací, ale není příliš objasněné, jak se podílí na chování. Nejspíše by mohl mít vliv na kognitivní schopnosti, jak je tomu u ptáků (Naumann et al., 2007) a mohl by být homologický savčímu neokortexu či piriformní kůře (Dugas-Ford et al., 2012).

Optické tectum není tak mohutně vyvinuto jako u ptáků, kde může mít až 15 vrstev, kdežto u plazů má pouze šest vrstev. Optické tectum nejen přepojuje vizuální informace ze sítnice do thalamu (Heric & Kruger, 1965), je také hlavním podkorovým centrem integrujícím sensorické informace z různých smyslových modalit, u některých skupin hadů schopných vnímat infračervené záření se na úrovni tectum opticum integrují informace z termoreceptorů (Hartline et al., 1978). Velikost optického tecta je závislá na míře využívání vizuálních podnětů u jednotlivých druhů. Velikost kolísá i u mozečku, který je krom jiného důležitý při koordinaci a řízení pohybu. Větších rozměrů nabývá mozeček u druhů se složitější lokomocí, nejvyvinutější je u krokodýlů (Wyneken, 2007).

4. KOGNITIVNÍ SCHOPNOSTI

Kognitivní schopnosti mohou být definovány jako mechanismy, kterými zvířata získávají, zpracovávají, uchovávají a využívají různé informace ze svého okolí pomocí vnímání, učení a paměti (Shettleworth, 2010a).

4.1. METODIKA

Při testování kognitivních schopností je třeba zvolit vhodný úkol a prostředí, ve kterém pokus probíhá, přičemž výsledky pokusu může ovlivnit řada faktorů. Některé pokusy jsou prováděny mimo prostředí laboratoře, aby zajistily přirozenější prostředí. Tento přístup ve svých experimentech zvolili například Murphy (1981) a Noble et al. (2012). Důležité je i seznámení s prostředím, ve kterém se pokus odehrává (Paulissen, 2014). Nepochybně záleží i na pohlaví testovaných jedinců, jak ukazuje například recentní pokus s prostorovou orientací, ve kterém byli samci lepší než samice (Carazo et al., 2014).

Schopnost učení je i závislá na tom, jaká vodítka mohou zvířata při pokusech využívat a podle čeho se učí danou úlohu plnit. Kupříkladu v pokusech s ještěřou *Cnemidophorus inornatus* se ukázalo, že jsou zvířata úspěšnější, pokud mohou využívat i pozici správného úkrytu než v situaci, kdy musí spoléhat na vlastnosti úkrytu, jako byla například barva či vzor na povrchu (Day et al., 2003). Vypadá to, že plazi mohou používat různá vizuální vodítka v okolí cíle, které si s ním asociují, a podle nich pak cíl snáze najdou (Zuri & Bull, 2000).

4.1.1. Odměna a motivace

Motivace může velmi významně ovlivnit schopnost a rychlost učení. Například pokud je zvíře deprivováno hladem, zvyšuje se jeho aktivita a zvíře je více motivováno ke splnění daného úkolu a získání odměny, přičemž zvýšit aktivitu může kterákoli potřeba zvířete, nejenom hlad. Lze rozlišit pozitivní motivaci, při které zvýšení aktivity vede ke získání odměny, a negativní, při které zvýšení aktivity vede k minimalizaci kontaktu s nepříjemným podnětem (Pearce, 2008a).

Při testování kognitivních schopností se jako odměna může používat potrava (např. Gaalema 2011; López et al., 2000; Wilkinson et al., 2010), která ale u plazů může být neúčinná. Deprivace hladem, která se často používá ke zvýšení motivace plnit danou úlohu, se u plazů nedosáhne tak rychle, jako je tomu u endotermních živočichů, u kterých deprivace hladem nastane již během prvního dne. Proto je potřeba v některých případech nahradit

odměnu ve formě potravy například za úkryt (např. Holtzman, 1998; Kirkish et al., 1979; Noble et al., 2012), popřípadě vyšší teplotou na cílovém místě (Day et al., 1999). V některých pokusech je kromě odměny používán i negativní stimul sloužící jako trest, což nejčastěji bývá slabý elektrický šok (např. Boycott & Guillery 1962; Casteel, 1911).

4.1.2. Teplota

Kromě správně zvolené odměny je důležitým faktorem pro plazy také teplota, ve které je pokus prováděn, protože na rozdíl od ptáků a savců patří plazi k ektotermním živočichům, a teplota jejich těla tak přímo souvisí s jejich aktivitou. Pokusy s leguány pustinnými *Dipsosaurus dorsalis* ukázaly, že pokud byla zvířata testována v nižší teplotě, než v jaké jsou obvykle aktivní, nebyla schopná se naučit správně navigovat v bludišti do cílového úkrytu (Krekorian et al., 1968). Čím více se teplota blížila k optimální teplotě, schopnost prostorové orientace se zvyšovala.

4.1.3. Inkubace

Kognitivní schopnosti může ovlivnit i teplota, ve které byla plazí vajíčka inkubována. V pokusu se scinky *Bassiana duperreyi* byla vajíčka inkubována ve dvou různých teplotách (24 °C a 18 °C). Jedinci inkubovaní v nižších teplotách se na rozdíl od ostatních nebyli schopni naučit manipulovat s víčkem tak, aby se dostali k odměně ve formě cvrčka, která se ukrývala v nádobě pod víčkem (Amiel et al., 2014a). Zde ale nelze posoudit, zda nižší teplota měla vliv přímo na kognitivní schopnosti nebo na motorické dovednosti nutné k odstranění víčka.

V jiném pokusu s těmito scinky se také jedinci inkubovaní v 22 °C rychleji učili pozici cílového úkrytu než jedinci inkubovaní v 16 °C (Amiel et al., 2014b). Inkubační teplota má vliv i na jiné typy chování, včetně rychlosti pohybu, hledání kořisti či antipredačních strategií (Burger 1990, 1991, 1998) či dokonce na personalitu plazů (Siviter et al., 2016). Tyto pokusy byly ale prováděny pouze na mláďatech, není tudíž jisté, jestli tyto rozdíly v chování přetrvávají do dospělosti.

Vliv inkubační teploty na kognitivní schopnosti byl testován i na dospělých ještěrech *Pogona vitticeps* (Siviter et al., 2017), kde byla zvířata porovnávána v úlohách zaměřených na sociální učení. Ve schopnosti sledovat pohled jiného jedince se sice obě skupiny nelišily, ovšem v úloze, kde zvířata mohla pozorovat na videu jiného jedince, jak otevírá dvířka vedoucí k potravě, byla úspěšnější zvířata, která byla inkubována v nižších teplotách (27 °C),

než ta, která byla inkubována v teplotách vyšších (30 °C). Zde byl ovšem rozdíl mezi teplotami při inkubaci menší než ve výše zmíněných testech, kde byla úspěšnější zvířata inkubována ve vyšších teplotách.

4.1.4. Personalita

Dalším faktorem, který může výrazně ovlivnit testování kognitivních schopností je personalita testovaných zvířat. Personalita, či temperament, je definována jako behaviorální, fyziologické a emoční rozdíly v různých vlastnostech jedinců stejného druhu, které jsou dlouhodobé a stabilní v čase (Carere & Locurto, 2011). V práci Reáleho (2007) je navíc personalita definována jako rozdíly, které se opakují v čase i ve stejných situacích. Tento autor navrhuje hodnotit personalitu pomocí pěti základních charakteristik: „shyness-boldness“, což zahrnuje chování jedince v riskantních situacích jako například při přítomnosti predátora, „exploration-avoidance“, která hodnotí reakce na nové situace jako například neznámé prostředí či nová potrava, celková aktivita jedince, agresivita vůči ostatním jedincům a sociabilita, což zahrnuje reakce na přítomnost či absenci jedinců stejného druhu.

Personalita byla pozorována u velkého množství druhů (Gosling & John, 1999) a neomezuje se pouze na obratlovce, byla popsána i u některých bezobratlých, např. u chobotnice (Mather & Anderson, 1993). U plazů byla personalita pozorována například u agam *Agama planiceps* (Carter et al., 2012), ještěrek *Zootoca vivipara* (Cote & Clobert, 2007) nebo u hroznýšů *Boa imperator* (Šimková et al., 2017).

Různá personalita zvířat může způsobovat rozdílné výsledky jedinců při testování kognitivních schopností (jako například počet pokusů nutných ke zvládnutí úkolů) a dokonce může být zodpovědná i za selhání některých jednotlivců v testovaných úlohách. Například plaší a bázlívní jedinci nebudou aktivně prozkoumávat prostorové bludiště, což může způsobit, že budou selhávat v testech založených na orientaci v bludišti. To ale neznamená, že by nebyli schopni orientace v bludišti a že jejich kognitivní schopnosti jsou na nižší úrovni. Pokus se scinky *Eulamprus quoyii* ukázal, že jedinci z obou kategorií „bold“ i „shy“ byli v pokuse zaměřeném na prostorovou orientaci úspěšnější než jedinci, kteří se svým chováním úplně nezařadili ani do jedné z těchto kategorií (Carazo et al., 2014).

4.2. PROSTOROVÁ ORIENTACE

Prostorová orientace je jednou z nejlépe studovaných domén kognitivních schopností. Orientace v prostoru (např. navigace ke zdrojům potravy, úkrytům apod.) je pro živočichy nezbytnou schopností pro přežití v jejich přirozeném prostředí. Existuje několik mechanismů, kterými se zvířata mohou v prostoru orientovat. Nejčastější je používání orientačních vodítek v prostředí, přičemž zvíře může používat pouze jedno výrazné vodítko (tzv. „beacon“), které je blízko cíli, postupné pořadí jednotlivých vodítek (tzv. „routes“) nebo prostorové vztahy mezi více orientačními vodítky. V prvních dvou případech je velkou nevýhodou, že při odstranění jednoho orientačního vodítka ztrácí zvíře schopnost orientace. Kromě orientačních značek mohou zvířata ke své navigaci také používat kompas, který se řídí podle polohy Slunce, Měsíce či hvězd, nebo podle magnetického pole Země (Pearce, 2008b).

Podle vzdálenosti můžeme prostorovou orientaci rozdělit na geografickou orientaci, při které se organismus musí orientovat na dlouhé vzdálenosti, a topografickou orientaci, při které se organismus orientuje v rámci známého prostředí (Jander, 1975). Navigaci můžeme podle využívaných informací rozdělit na idiothetickou a allothetickou. Při allothetické navigaci zvíře využívá vnější orientační vodítka (vizuální, čichová, sluchová) a prostorové vztahy mezi nimi. Idiothetická navigace je oproti tomu nezávislá na vnějších orientačních vodítkách a využívá informace vznikající pohybem zvířete a změn jeho polohy (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980).

4.2.1. Způsoby orientace

4.2.1.1. Orientace pomocí jednoho vizuálního vodítka

Jedním z mechanismů, kterými jsou plazi schopni se orientovat, je orientace pomocí jednoho výrazného vodítka, která je v blízkosti cíle. Výhodou této orientace je nezávislost na ostatních informacích, tzn. pokud zamezíme zvířeti orientovat se podle jiných, například vzdálených vodítek, nezpůsobí to ztrátu orientace. Stejně tak je schopno se podle tohoto vodítka nadále orientovat, i pokud jej přeneseme do nových míst. Nevýhodou používání pouze jednoho vizuálního vodítka je ztráta schopnosti správné navigace, pokud dané vodítko odstraníme.

Jako příklad může být uvedeno testování hadů *Pantherophis guttatus* (Holtzman, 1998) v kruhové aréně, kde se nacházely 4 úkryty, z nichž pouze jeden, cílový, byl přístupný, zatímco ostatní byly uzavřené. Na jedné stěně arény byl umístěn černý štítek, který sloužil jako vizuální vodítko pro navigaci. Hadi byli testováni v 16 blocích po 5 pokusech, v prvním

bloku bylo potřeba průměrně 9,5 minuty na nalezení cílového úkrytu, v 9. bloku stačily průměrně jen 4 minuty.

Poté byly provedeny další dva testy, jejichž cílem bylo zjistit, podle čeho se hadi v aréně orientují. V prvním testu, ve kterém byla celá aréna otočena o 180°, zvířata až na dva jedince ze 7 testovaných navigovala beze změny ke stejnému úkrytu jako v přechozím testování. V druhém testu, ve kterém bylo posunuto umístění štítku o 180°, všichni jedinci navigovali do úkrytu, který odpovídal pootočení štítku vůči aréně, což ukázalo, že se hadi orientovali především podle umístění štítku, který jim sloužil jako vizuální vodítko (Holtzman, 1998).

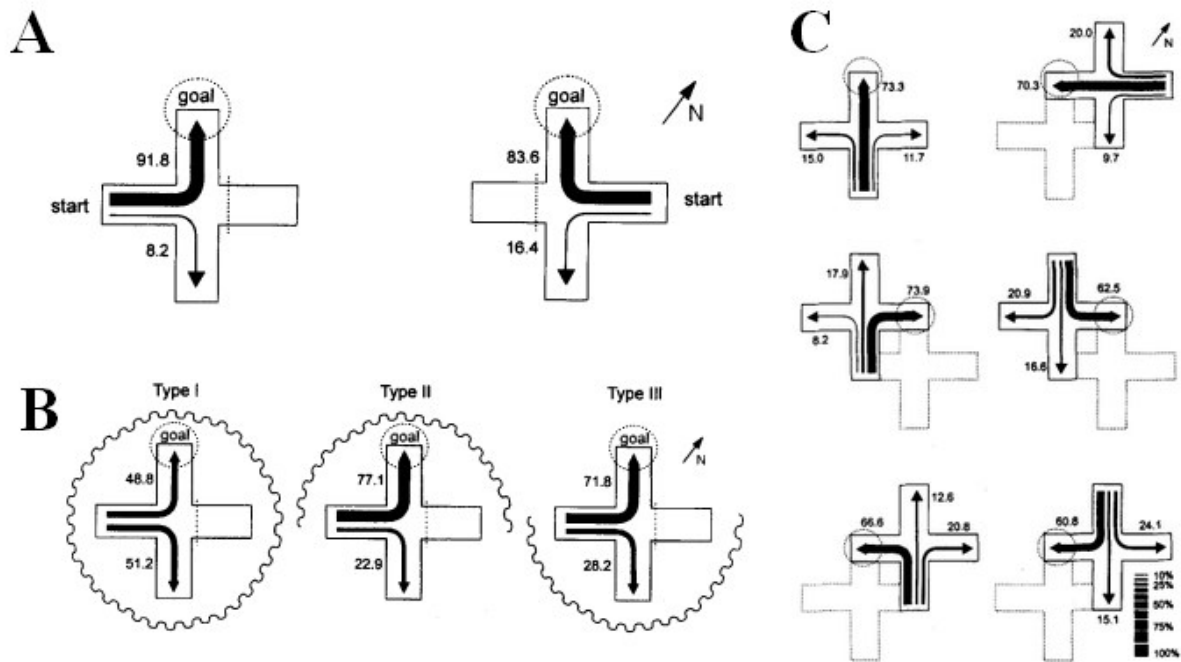
Pokusy s hady *Antaresia maculosa* (Stone et al., 2000) rovněž ukázaly, že jsou schopni se orientovat i podle červené karty umístěné na stěně kruhové arény. Podobné výsledky ukazují ve své práci López et al. (2000), kde se želvy *Trachemys scripta* naučily navigovat k cílovému rameni nehledě na pootočení bludiště díky červenému panelu, který sloužil jako vizuální vodítko.

4.2.1.2. Orientace na základě mapy

Současné testy se snaží zodpovědět na otázku, zda jsou plazi schopni se orientovat podle kognitivní mapy, jak to bylo popsáno u ptáků a savců. Způsob orientace pomocí kognitivní mapy je založen na mentální reprezentaci prostředí, což zahrnuje prostorové vztahy mezi jednotlivými orientačními vodítky (Tolman, 1948). Tato navigace umožňuje navigaci k cíli z neznámého místa a tvorbu nových tras. Oproti orientaci pomocí jednoho vizuálního vodítka u této orientace odstranění některých vodítek nevede k selhání orientace a zvíře je nadále schopno úspěšně navigovat k cíli.

V pokusech s želvami *Trachemys scripta* (López et al., 2000) v čtyřramenném bludišti se zkoumalo, zda se želvy dokáží orientovat podle mapy. Na konci každého ramene bylo krmítko, ale pouze v cílovém rameni bylo krmítko naplněno potravou, která sloužila jako odměna. U jednotlivých pokusů byla střídána ramena, ze kterých se želvy měly orientovat k cílovému rameni, které zůstávalo na stejné pozici po dobu všech pokusů, tudíž jestli želvy musely zahnout doprava či doleva, záleželo na pozici startovního ramene. Poté se měnila pozice bludiště tak, že cíl zůstával vždy na stejném místě v rámci místnosti, ale ostatní ramena byla pootočena. Nakonec bylo znemožněno želvám používat část vzdálených vodítek mimo bludiště a v následujícím testu byla všechna vodítka zakryta. V prvním případě, kdy byla

zakryta jen část vodítek, se želvy nadále úspěšně orientovaly, ale pokud byla zakryta všechna vodítka, želvy ztratily schopnost se orientovat k cílovému rameni. Z toho vyplývá, že želvy ke své orientaci používaly vzdálená vodítka mimo bludiště a zároveň byly schopné se orientovat i přes částečnou ztrátu některých vodítek. Tento výsledek podporuje hypotézu, že jsou želvy schopny se orientovat pomocí mentální mapy a že jejich orientace je v principu podobná té pozorované u savců a ptáků.



Obr. 2 – Bludiště při jednotlivých testech. Kroužek znázorňuje polohu cíle, černé šipky poté směr pohybu při jednotlivých pokusech, čísla označují procenta, ve kterých byla trasa vybrána. A – bludiště při tréninku, B – bludiště se zakrytými vzdálenými vodítky mimo bludiště, vlnkovaná čára označuje, která vzdálená vodítka byla zakryta, C – pozice bludiště při testech, ve kterých se měnila orientace bludiště vzhledem k místnosti, cíl zůstává vždy na stejném místě.

Podobným způsobem byly testovány želvy *Geochelone carbonaria* (Wilkinson et al., 2007, 2009) i v osmiramenném bludišti, kde se dokázaly orientovat k cíli podle vodítek mimo bludiště. Pokud se jim však zamezilo v používání vodítek mimo bludiště, navštívily postupně všechna ramena tak, že vždy volily rameno vedle právě navštíveného.

4.2.1.3. Orientace podle kompasu

Dalším mechanismem, kterým jsou plazi schopni se orientovat, je orientace pomocí kompasu, a to buď magnetického nebo pomocí polohy nebeských těles. Pomocí těchto kompasů je zvíře

schopné určit směr, ale nikoli vzdálenost k cíli. Orientace pomocí kompasu se neomezuje pouze na migrace, například je používána zvířaty, která se musí orientovat v prostředí, které neposkytuje dostatek orientačních vodítek. Poloha nebeských těles není konstantní a v čase se mění, proto nestačí pouze informace o poloze daného tělesa, ale je nutno ji doplnit o informaci z vnitřních biologických hodin organismu (Papi, 2001).

Sluneční kompas

Příkladem použití slunečního kompasu může být testování želv *Chrysemys picta* v kruhové vodní aréně, která byla po obvodu zakryta tak, aby želvy nemohly používat vizuální vodítka v okolí arény ale pouze polohu Slunce. V tomto testu se měly želvy naučit navigovat z hluboké vody na mělčinu za účelem slunění a získání potravy. Poté, co se želvy naučily navigovat v aréně, byly všem zvířatům uměle posunuty vnitřní biologické hodiny zkrácením světelné části dne o 6 hodin. Tento posun vedl k posunu směru, kterým se želvy orientovaly k cíli o předpokládaných 90°, což dokazuje, že se želvy orientovaly podle slunečního kompasu a že tento kompas je závislý na vnitřních biologických hodinách (DeRosa & Taylor, 1978).

Schopnost používání slunečního kompasu může být užitečná především pro druhy, které se musí orientovat v prostředí, kde je málo vizuálních vodítek, jako je tomu u leguánka *Uma notata*, který žije v poušti (Philips, 2015). Orientace pomocí slunečního kompasu jsou schopny i ještěrky *Podarcis sicula*, které se naučily navigovat k cíli v kruhové aréně při absenci vizuálních značek (Foa et al., 2009).

Ukazuje se, že plazi jsou schopni ke své orientaci používat i polarizované světlo, což jim umožňuje se orientovat i v případě, že Slunce není přímo viditelné (Beltrami et al., 2012; Freake, 1999; Maoret et al.).

Hvězdný a lunární kompas

Orientace podle noční oblohy není příliš objasněná a většina získaných poznatků se týká především ptáků. U lunárního kompasu se zdá, že je závislý také na vnitřních biologických hodinách a úzce souvisí s používáním slunečního kompasu, ale u hvězdného kompasu jsou nejspíše důležité především vzorce hvězd.

Aligátoři *Alligator mississippiens* byli v pokuse chováni v obdélníkových ohradách, jejichž stěny byly neprůhledné a dostatečně vysoké, aby zvířata mohla ke své navigaci

používat jen nebeská tělesa (Murphy, 1981). Po dobu 30 až 60 dní se učili navigovat směrem k pobřeží (tzv. Y-osa, což je osa kolmá na linii pobřeží). Aligátoři byli rozděleni do dvou skupin, přičemž každá skupina měla ohradu orientovanou jiným směrem. První skupina měla pobřeží orientováno na východ, druhá na jih. Zvířata po uplynulé době v tréninkových ohradách byla testována v aréně, kde již nebylo přítomno pobřeží a jejíž stěny opět byly zakryté tak, aby znemožnily používání vizuálních vodítek v okolí. Nejdříve byla zvířata testována za jasných nocí, kdy byly dobře viditelné hvězdy i Měsíc. Aligátoři úspěšně navigovali ve směru, ve kterém se nacházelo v tréninkových ohradách pobřeží. Poté byli testováni ve stejné aréně, ale při zatažené obloze, kdy nebyla nebeská tělesa dobře viditelná, což způsobilo, že směr orientace v aréně byl náhodný. Zvířata se tedy orientovala pomocí pozice nebeských těles.

Pro určení, zda hvězdný kompas také podléhá vnitřním hodinám jako sluneční kompas, byly několika aligátorům posunuty vnitřní biologické hodiny o 6 hodin. Při testování za dne byl patrný posun orientace stejně jako u výše zmíněného příkladu, ale při testování za jasné noci, se orientovali stejným směrem, jako před posunutím vnitřních hodin, což ukazuje na to, že hvězdný kompas není závislý na délce světelné a temné části dne jako je tomu u slunečního kompasu (Murphy, 1981). Přesto musí být hvězdný kompas nějakým způsobem kalibrován, jelikož ani pozice souhvězdí na obloze, podle níž se nejspíše zvířata navigují, není konstantní v čase.

Magnetický kompas

Velké množství živočichů od členovců, měkkýšů až po obratlovce je schopno se orientovat pomocí magnetického pole Země. Živočichové mohou vnímat polaritu (úhel horizontálního vektoru magnetického pole), inklinaci (úhel mezi povrchem země a vektorem magnetického pole) a intenzitu magnetického pole (Wiltschko & Wiltschko, 2005). Inklinace se prediktabilně mění a nabývá hodnot od -90° (jižní pól) do 90° (severní pól), na rovníku je nulová. Intenzita magnetického je nejvyšší na pólech a snižuje se směrem k rovníku, kde je nejnižší. Zatímco magnetické vektory mohou sloužit jako směrový kompas, intenzita a/nebo inklinace můžou určovat přímou polohu na Zemi a tím sloužit jako mapa (Wiltschko & Wiltschko, 2005).

Schopnost orientovat se podle magnetického pole se především zkoumala u karet, které podnikají dlouhé migrační cesty, při kterých navigují pomocí magnetického pole, a

stejně jako ptáci používají pro svoji orientaci nejspíše inklinanční úhel magnetického pole (Light et al., 1993; Lohmann & Lohmann, 1996). Kromě pokusů na želvách se schopnost orientovat podle magnetického pole prokázala například i na aligátorech *Alligator mississippiensis* (Rodda, 1984) nebo recentně u ještěrek rodu *Podarcis* (Diego-Rasilla et al, 2017).

4.3. ASOCIATIVNÍ UČENÍ

Asociativní učení je proces, při kterém si zvíře spojí dva stimuly, které jsou prezentovány současně (klasické podmiňování) nebo si spojí svoje chování s důsledky, které z něho plynou (operantní podmiňování) (Shettleworth, 2010b). Pokusy testující klasické podmiňování jsou většinou navrženy tak, že se jedinec učí vybírat mezi dvěma stimuly. Při výběru správného stimulu je odměněn potravou, při výběru špatného je potrestán elektrickým šokem. U plazů se tyto testy většinou zaměřovaly na rozeznávání barev, velikostí nebo tvarů, tudíž úzce souvisí s vizuální diskriminací a je nutné volit takové stimuly, které jsou plazi schopni opticky rozlišit. Většina plazů má stejně jako ptáci tetrachromatické vidění, což znamená, že mají čtyři typy čípků, z nichž každý je citlivý na jinou vlnovou délku. Většina plazů je navíc schopna vnímat i ultrafialové světlo (Bowmaker, 1998).

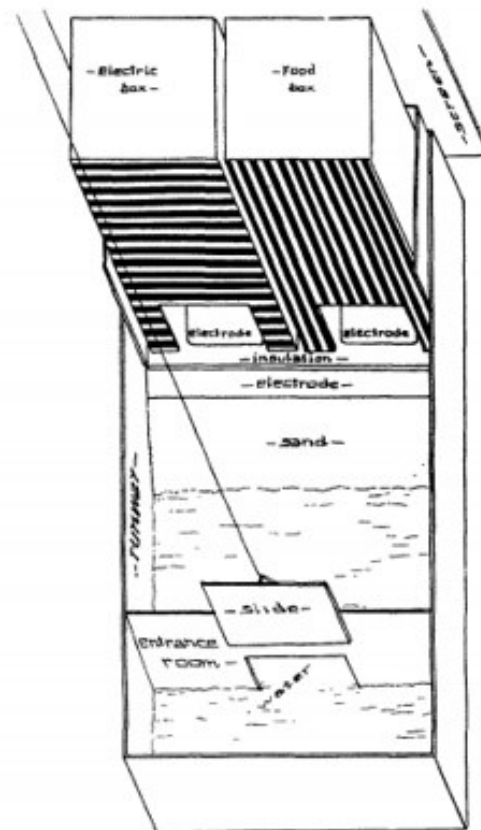
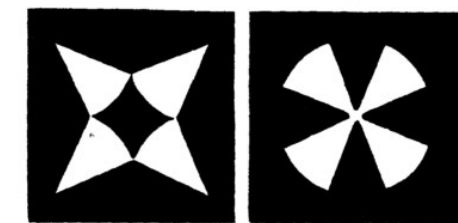
Testování asociativního učení se nemusí omezovat pouze na vizuální diskriminaci, přestože plazi preferují vizuální vodítka před jinými typy vodítek. Příkladem může být testování anolisů *Anolis grahami* (Rothblum et al., 2012), kteří se naučili asociovat tón se simulací predátora nebo pokusy se želvami *Trachemys scripta* (Boycott & Guillery, 1962), které se naučily asociovat pach amylacetátu s negativním podnětem ve formě šoku, který je odradil od krmení.

Při pokusech zaměřených na asociativní učení lze použít více stimulů najednou, jako je tomu v práci Powella (1968), který testoval scinky *Eumeces inexpectatus*. Na začátku samotného testu se rozsvítila žárovka nad zvířetem, spustil se zvukový signál a otevřela se dvířka vedoucí do zbytku arény a 10 vteřin po spuštění těchto signálů se spustil elektrický šok. Poté, co se jedinec dostal do cílového úkrytu, byly všechny stimuly ukončeny.

Jedna z prvních prací zkoumajících klasické podmiňování u plazů je práce Casteela (1911), který želvy *Chrysemys picta* testoval ve speciální aréně, ve které si želva měla vybrat jednu ze dvou krabic, v níž byla připravena odměna ve formě potravy. Krabice byly připojeny na elektrický obvod, což umožňovalo použít slabý elektrický šok jako negativní stimul. Pokud

zvolila správnou krabici, bylo jí dovoleno se nakrmit, pokud zvolila špatně, dostala slabý elektrický stimul, který byl ale natolik silný, že ji odradil od přiblížení a konzumace potravy.

V této aréně se učily 4 rozdílné úkoly – rozlišení černé a bílé barvy, rozlišení svislých a horizontálních pruhů, rozlišení šířky pruhů, a nakonec rozlišení tvarů. Až na poslední úkol byly výsledky příznivé, ačkoliv neschopnost rozlišení tvarů mohla být zapříčiněna nevhodně vybranými vzory. Při testu na rozlišení šířky pruhů prezentovaných na krabicích, se želvy dokázaly naučit rozlišit mezi 3 mm a 2 mm širokými proužky. Zvířata se při těchto testech neučila příliš rychle, průměrně bylo třeba 183 pokusů k tomu, aby se želvy spolehlivě danou úlohu naučily. Zároveň se ukázalo, že existuje variabilita mezi jednotlivci, někteří jedinci selhávali při testech, které se jiní dokázali naučit, což ale mohlo být způsobeno jinou personalitou zvířat nebo nízkou motivací. Rozlišit vertikální a horizontální pruhy se naučily i želvy *Podocnemis unifilis* (Pritz et al., 2015), které byly odměněny za přiblížení ke správnému stimulu na konci arény.



Obr. 3 – Aréna a vzory použité v práci Casteela (1911)

4.3.1. Klasické podmiňování zaměřené na vnímání barev

V pokusech s varany *Varanus rudicollis* (Gaalema, 2011) se měla zvířata naučit vybírat mezi černou a bílou barvou. Byly jim prezentovány dvě dřevěné destičky, které se lišily barvou. Nejdříve bylo dotknutí kterékoli destičky odměněno potravou, aby se jedinci naučili na

destičky reagovat (na destičku museli reagovat ve více než v 80 % pokusech). V samotném testu už byli odměněni jen pokud se dotknuli správné destičky. Jeden varan byl testován na černou barvu a druhý na bílou, aby se předešlo zkreslení výsledků díky tendenci vybírat si jednu z barev. Oba se úspěšně naučili rozlišovat barvu destiček, kritérium úspěšnosti bylo stanoveno na nejméně 80% správných odpovědí ve dvou po sobě následujících blocích po 10 pokusech. Podobným způsobem se naučil rozlišovat černou a bílou barvu prezentovanou na dřevěných kolečkách i příbuzní varani komodští *Varanus komodoensis* (Gaalema, 2007). Rozlišovat černou a bílou barvu se naučili také leguáni *Dipsosaurus dorsalis* (Garzanit & Richardson, 1974) v bludišti, ve kterém byly stěny ramen vymalovány černou či bílou barvou a barva sloužila jako vodítko pro navigaci k cíli, kterým byl úkryt s vyšší teplotou.

Pomocí podmiňování byla v bludišti tvaru Y testována schopnost karet *Caretta caretta* rozlišovat barvy (Young, 2012). Nejdříve si měly karety zvolit mezi osvětleným a neosvětleným ramenem, přičemž byly používané tři barvy – modrá, zelená a žlutá. Každá dvojice želv byla trénována vybrat si jinou barvu. Pro pokus byly vybrány mladé karety, protože vykazují pozitivní fototaxi, která souvisí s jejich navigací do moře po vylíhnutí. Intenzita světla se postupně snižovala až na prahovou hodnotu, která ještě vyvolala pozitivní odpověď. Poté v každém rameni svítilo světlo jiné barvy o intenzitě, která odpovídala prahové hodnotě. Světla v ramenech se náhodně střídala, aby se vyloučilo, že se želvy pouze naučily navigovat do levého či pravého ramene bez ohledu na barvu světla. Karety byly odměněny potravou za výběr světla, na které byly trénovány v prvním pokusu. Všichni jedinci byli schopni se danou úlohu naučit, nicméně se velmi lišil počet pokusů nutných pro zvládnutí úlohy. Nejlépe se želvy učily rozeznávat modré světlo a nejhůře světlo žluté, ke kterému bylo potřeba mnohem víc pokusů než k rozeznání modrého (u modrého světla byla potřeba 40 až 73 pokusů, u žlutého 157 až 186 pokusů), což ukazuje na to, že nejspíše lépe rozlišují světlo o kratší vlnové délce. Schopnost rozlišovat různé barvy byla rovněž prokázána v pokusech se želvami *Trachemys scripta* (Arnold & Neumeyer, 1987).

Pokusy s lepoještěřou *Calotes versicolor* (Shanbhag et al., 2015) ukázaly, že jsou plazi schopni si asociovat barvu nádoby s různou potravou. Byli krmeni ze tří různě barevných misek – nebarevné, oranžové a zelené, třemi různými druhy potravy – neupravenou, sladkou a hořkou potravou, přičemž na hořkou chuť vykazovali averzivní chování. Lepoještěři si asociovali barvu misky s preferovanou potravou a tu si v dalších testech vybírali výrazně častěji než misku, kterou si asociovali s nechutnou potravou.

U hatérií *Sphenodon punctatus* byla testována schopnost rozlišit blikající světlo od světla konstantně svítícího (obě světla měla jinak stejné vlastnosti). Hatérie byly odměňovány za výběr blikajícího světla potravou. Úspěšně se naučily rozlišovat konstantní světlo a blikající světlo o frekvenci 14,08–45,61 Hz, ale frekvenci 65,09 Hz už nerozlišily jako blikající, což ukazuje, že horní prahová hodnota pro rozlišení světla jako blikajícího se pohybuje mezi 45,61 a 65,09 (Woo et al., 2009).

4.3.2. Vnímání videa a fotografií

Plazi jsou schopni reagovat i na videa či fotografie, ale stejným způsobem, jakým reagují na skutečný objekt. Schopnost pochopit, že fotografie je objekt znázorňující jiný objekt byla pozorována jen u některých savců a ptáků. Reakce na videa byla zkoumána u samců anolisů *Anolis marcanoi*, kteří byli umístěni do testovací arény s monitorem na jedné stěně a zvířatům bylo pouštěno video s jiným samcem. U patnácti jedinců ze šestnácti testovaných video vyvolalo stejné agresivní chování, jako kdyby byl samec přítomen, přičemž více reagovali na video se stejným druhem, než pokud na videu druh příbuzný (Macedonia et al., 1994).

Reakce na fotografie byly testovány u želv *Chelonoidis carbonaria*. Nejdříve byly želvy trénovány si vybrat mezi potravou a jiným objektem, který měl alespoň jednu vlastnost totožnou s potravou, například tvar či barvu. Želvy byly umístěny v testovací aréně na jejímž konci byly dva podstavce, na kterých se umístily objekty. Pokud zvolily správně, bylo jim dovoleno potravu zkonzumovat. Po dosažení určité hranice úspěšnosti (alespoň 13 správných odpovědí ze 16 posledních pokusů) měly vybírat mezi fotografiemi daných objektů použitých v předchozím testu a potravou. V posledním testu si měly vybírat mezi skutečnou potravou a její fotografií. Až na poslední test, želvy dávaly spolehlivě přednost potravě před ostatními objekty. V posledním testu dosáhly jen 59% úspěšnosti, což je překvapivé vzhledem k tomu, že skutečná potrava nabízí více možností, podle kterých ji mohly rozlišit, jako je například vůně. Tyto výsledky poukazují na to, že želvy mají problém rozlišit mezi fotografií a reálným objektem (Wilkinson et al., 2013).

4.3.3. Operantní podmiňování

Pokusy zaměřené na operantní podmiňování většinou zahrnují úkol, při kterém zvíře musí manipulovat s nějakým objektem tak, aby se dostalo k odměně. Při těchto pokusech spíše závisí na motivaci zvířete, popřípadě na jeho motorických schopnostech.

Příkladem operantního podmiňování u plazů může být experiment se scinkou *Bassiana duperreyi* v aréně, ve které byly tři nádoby, z nichž jedna obsahovala potravu. V první fázi testu bylo vedle cílové nádoby položeno víčko, v druhé fázi toto víčko zakrývalo polovinu nádoby, ale nijak nebránilo zvířeti v přístupu k potravě. V další fázi již víčko zcela uzavíralo nádobu. Zvířata se naučila manipulovat s víčkem tak, aby se dostala k potravě pod ní (Clark et al., 2014). Podobnému úkolu se dokázali naučit i anolisové *Anolis evermanni*, kteří rovněž museli odsunout víčko, aby se dostali k potravě pod ním, přičemž dokázali rozlišit víčko, které ukrývalo potravu, od distraktoru ve formě jinak zbarveného víčka (Leal & Powell, 2012).

Želvy *Trachemys scripta* se rovněž dokázaly naučit manipulovat s plastovými lahvemi tak, aby se dostaly k potravě, která byla umístěna pod lahví (Davis & Burghardt, 2007), přičemž měly na výběr ze dvou lahví, z nichž pouze jedna obsahovala potravu. Někteří jedinci byli v daném úkolů úspěšní ještě po 7,5 měsících bez tréninku.

V pokuse se želvami *Trachemys scripta* se prováděly testy, u kterých bylo rovněž potřeba motorických dovedností (Van Sommers, 1963). Želvy byly umístěny do testovací arény, která byla zcela naplněna vodou, tudíž želvy byly deprivovány nedostatkem vzduchu. Pro získání vzduchu musely želvy strčit hlavu do trubice umístěné na stropě arény a zároveň stisknout pravou přední končetinou páku, po jejímž zmáčknutí se do trubice uvolnilo trochu vzduchu. Pokud nebyla páčka zmáčknuta, trubice byla taky zcela naplněna vodou. Bylo potřeba 4-16 hodin tréninku na to, aby se všechny želvy naučily získávat vzduch tímto způsobem.

Operantní podmiňování se testovalo i u krajt *Python molurus bivittatus* (Emer et al., 2014), které se naučily stisknout osvětlené tlačítko za potravu. Tlačítko bylo umístěno na konci arény vedle dvířek, za kterými byla ukryta potrava. Při vypuštění zvířete do arény byla dvířka otevřena, aby potravu zpozorovalo. Poté se dvířka zavřela a had musel zmáčknout tlačítko, které opět dvířka otevřelo a umožnilo zvířeti dostat se k odměně.

4.4. SOCIÁLNÍ UČENÍ

Sociální učení je proces, při kterém jedno zvíře získává informace od jiných jedinců pomocí pozorování nebo přímou interakcí. Tento typ učení byl pozorován u mnoha druhů od bezobratlých až po savce, přičemž se neomezuje pouze na učení od jedinců vlastního druhu

(Arvaguès-Weber et al., 2013). Jako příklad heterospecifického sociálního učení u plazů se uvádí chování u ještěřů *Platysaurus broadleyi*, kteří vyhledávají stromy, ve kterých je velká aktivita ptáků, což jim slouží jako vodítko, že je na stromě dost zralých plodů (Whiting & Greeff, 1999), ale v této situaci se spíše jedná o asociativní učení, protože se přímo od ptáků neučí žádné nové chování, jen je používají jako signál k tomu, že se na stromě vyskytuje dostatek potravy.

4.4.1. Socialita u plazů

Jelikož byl výzkum sociálního učení soustředěn především na sociálně žijící zvířata, práce zaměřené na sociální učení plazů se objevují až v posledních letech. I přesto, že je většina plazů solitérních, objevuje se u některých druhů socialita. Nejčastější je agregace, která většinou slouží buď jako ochrana před predací nebo jako prostředek pro udržení teploty, která byla pozorována například u gekonů *Nephrurus milii* (Shah et al., 2003), *Coleonyx variegatus* (Greenberg, 1943) nebo užovky *Thamnophis sirtalis parietalis* (Shine et al., 2001).

Nejstudovanějšími plazy z hlediska sociality jsou však scinkové rodu *Egernia*, kteří žijí v sociálních skupinách tvořených dospělým párem a jeho potomky (While et al., 2009; Masters & Shine, 2006).

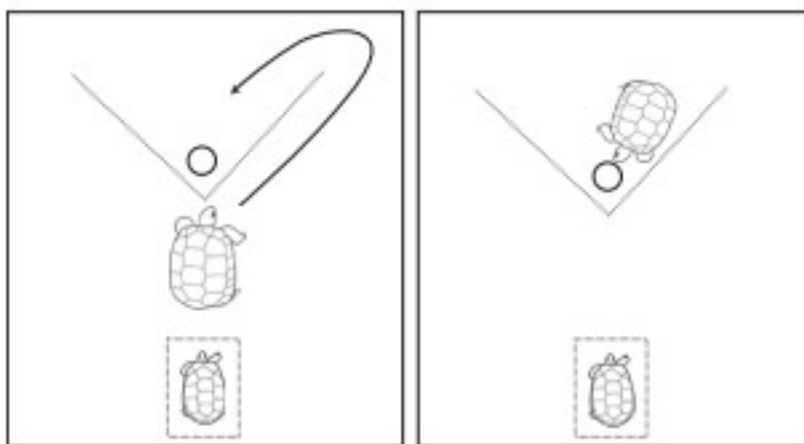
4.4.2. Testování sociálního učení

Základem pro schopnost sociálního učení by mohla být schopnost pozorovat pohled ostatních jedinců, který může být pro zvířata zdrojem informací například o zdroji potravy či o přítomnosti predátora. Pokus s želvami *Geochelone carbonaria* ukazuje, že jsou schopny sledovat pohled jiného jedince (Wilkinson et al., 2010). Dvě želvy byly umístěny do testovací arény, která byla rozdělena na dvě poloviny, v jedné byl demonstrátor a v druhé pozorovatel. Mezi nimi byla přepážka, jejíž dolní část byla průhledná, aby pozorovatel měl přímý výhled na demonstrátora, horní část byla neprůhledná. Při testu se demonstrátorovi posvítilo laserem na horní zakrytou část přepážky, což přitáhlo jeho pohled a želva se dívala vzhůru. Pozorovatel ovšem světlo laseru neviděl, ale i tak vzhlédl vzhůru. Jediným vodítkem mu tedy bylo pozorování pohledu druhé želvy.

Sociální učení se nevztahuje pouze na zvířata žijící sociálně ve skupinách, což ukazuje i pokus se želvami *Geochelone carbonaria*, které žijí solitérně. V tomto pokusu byly želvy

testovány v aréně s překážkou ve tvaru V, v jejímž středu byla umístěna potrava. Želvy byly do arény umístěny před překážku a aby se dostaly k potravě, musely překážku obejít.

Zvířata byla rozdělena do dvou skupin po čtyřech, přičemž první skupina byla testována bez předchozí zkušenosti a druhé skupině bylo nejdříve dovoleno v několika pokusech sledovat želvu, která daný úkol spolehlivě plnila. Z první skupiny se ani jedné želvě nepodařilo během 12 pokusů splnit daný úkol. Z druhé skupiny, která mohla pozorovat demonstrátora, se všem podařilo úspěšně dostat k potravě. Při navigaci také preferovaly stejný směr obcházení překážky, který používala pozorovaná želva (Wilkinson et al., 2010)



Obr. 4 – Aréna použitá při testu (Wilkinson, 2010)

Schopnost naučit se od jiného jedince, kde je umístěna potrava, byla pozorována i u želv *Pseudemys nelsoni* (Davis & Burghardt, 2011). Želvy, které sloužily jako demonstrátoři, byly naučeny projít arénou ke dvou lahvím, které byly odlišeny barvou, a jednou z nich musely manipulovat (pomocí kousání či strkání předními končetinami), aby se dostaly k potravě. Pozice barevných lahví se měnila, aby bylo zajištěno, že se želvy orientují pouze pomocí barvy. Druhá skupina želv mohla pozorovat demonstrátora při plnění úkolu, a později byly samy vystaveny stejnému testu, ve kterém si výrazně častěji vybíraly lahev stejné barvy jako pozorovaná želva. Jen některé želvy se ale naučily lahve také stejným způsobem svrhnout, což ale mohlo být zapříčiněno tím, že ze své pozice nemohly příliš dobře pozorovat, jakým způsobem zkušenější želva s lahví manipuluje.

Při pokusech s agamou *Pogona vitticeps* se zvířata naučila otevírat dvířka, která vedla k potravě, po sledování jedince, který tento úkol úspěšně plnil, a to ve stejném směru (Kis et al., 2015). Zvířata, kterým nebylo dovoleno způsob otevírání dvířek sledovat, byla v tomto

úkolu neúspěšná. Tento pokus ukazuje, že plazi jsou schopni se pomocí sociálního učení naučit nejenom umístění cíle, ale i způsob, jak ho dosáhnout. Pokusy se scinky *Egernia striolata*, kteří žijí v sociálních skupinách, rovněž ukázaly, že jedinci, kteří měli možnost pozorovat jiného jedince při manipulaci s víčkem, byli v testech úspěšnější než jedinci bez této možnosti (Whiting et al., 2018).

U mladších jedinců je pravděpodobně schopnost sociálního učení vyšší, jak ukazuje pokus se scinky *Eulamprus quoyii*, kteří měli možnost pozorovat jedince, který úkol úspěšně plnil předtím, než sami byli testováni (Noble et al., 2014). Mladší jedinci byli mnohem úspěšnější v pokusu, ve kterém se měli orientovat ke správné nádobě s odměnou, u které museli manipulovat s víčkem tak, aby se dostali k potravě. Kromě věku testovaných jedinců by mohlo také záležet na tom, zda demonstrátora znají a na obtížnosti úlohy. Zdá se, že plazi sociální učení využívají především při náročnějších úlohách jako například u reverzního učení, kde scinkové *Liopholis whitii* upřednostňovali sociální učení, kdežto u úlohy založené na asociačním učení volili strategii pokus-omyl (Munch et al., 2018). Překvapivě ale nejspíše nezáleží na hierarchickém postavení demonstrátora ani pozorovatele. Scinkové *Eulamprus quoyii* se učili stejně rychle, ať byl demonstrátor dominantní či nikoliv (Kar, 2017).

4.5. REVERZNÍ UČENÍ

Jedním ze způsobů, jakým se může testovat flexibilita učení a schopnost měnit odpověď v závislosti na měnících se podmínkách, jsou testy reverzního učení, které jsou považovány za poměrně náročné na kognitivní schopnosti. Zvířata jsou nejprve naučena rozpoznávat jeden stimul jako pozitivní a druhý jako negativní, načež jsou stimuly vystřídány a ten, za který byli dříve odměněni, je prezentován jako negativní.

Nejčastěji se jedná o prezentaci dvou stimulů současně, například při testu s dvěma varany *Varanus rudicollis*, kteří byli učeni vybrat si mezi černou a bílou destičkou. Po dosažení 80% úspěšnosti byly stimuly prohozeny a odměnu dostali za barvu, kterou v předchozím testu měli ignorovat. U jednoho varana nastala změna odpovědi bezprostředně po výměně odměňovaného stimulu, tedy po první chybě (Galeema, 2011).

Reverzní testy mohou být zaměřené i na prostorovou orientaci. Gekončící *Coleonyx variegatus* byli testováni v bludišti ve tvaru Y. Po dosažení 80% úspěšnosti se vyměnila ramena, ve kterých byl cílový úkryt. Dohromady bylo provedeno osm těchto výměn, přičemž se postupně snižoval počet pokusů potřebných k dosažení hranice úspěšnosti. V prvním

reverzním testu bylo potřeba okolo 70 pokusů, při posledních třech počet pokusů klesl až k 20 (Kirkish et al., 1979).

Při pokusu s ještěřou *Cnemidophorus inornatus* byly provedeny dva reverzní testy, v prvním si měli vybírat správný úkryt podle pozice, tedy jestli dostupný úkryt je vpravo či vlevo od jedince, v druhém si měli vybírat úkryt podle jeho barvy. Při prvním testu stačilo průměrně 20 pokusů na dosažení hranice (dvě série po sobě s úspěšností alespoň 75%), ale v druhém již bylo potřeba asi 60 pokusů (Day et al., 2003), což poukazuje na to, že výsledky velmi ovlivňuje výběr stimulu, který je v daném testu používán.

Na flexibilitu chování by mohl mít vliv i způsob života testovaného druhu, jak ukazuje test dvou příbuzných druhů ještěrek s odlišnou strategií získávání potravy, *Acanthodactylus boskianus*, který je aktivní predátor, a *Acanthodactylus scutellatus*, který je sit-and-wait predátor (Day et al., 1999). Aktivní predátoři potřebovali až dvakrát méně pokusů v reverzních testech, ve kterých si vybírali mezi oválnou žlutou destičkou s vertikálními pruhy a čtvercovou modrou destičkou s horizontálními pruhy. Zatímco aktivní predátoři potřebovali průměrně 20 pokusů k dosažení hranice úspěšnosti, která byla stanovena na 10 správných odpovědí z 12 pokusů, sit-and-wait predátoři potřebovali až 45 pokusů (Day et al., 1999).

5. ZÁVĚR

V předložené práci stručně shrnuji dostupné informace o kognitivních schopnostech plazů. Plazi jsou důležitou skupinou díky jejich fylogenetickým vztahům k ptákům a savcům. Znalosti o této skupině jsou proto zásadní pro pochopení evoluce mozku a kognitivních schopností u blanatých obratlovců (*Amniota*). Přesto je tato skupina poměrně málo studovaná: o stavbě plazího mozku, jeho velikosti, jakož i o kognitivních schopnostech platů máme jen kusé znalosti. Dostupná data jsou navíc k dispozici jen pro některé skupiny – většina výzkumu je soustředěna na želvy a některé skupiny šupinatých. Rovněž témata výzkumu nejsou reprezentativně zastoupena. Největší pozornost výzkumníků byla věnována doménám prostorové orientace, zrakové diskriminace, asociačního a sociálního učení.

I přes stoupající zájem o plazi kognici je prací zabývajících se kognitivními schopnostmi plazů nesrovnatelně méně než prací zabývajících se tímtéž u ptáků a savců. Mechanismy chování plazů nejsou příliš dobře objasněné. Zaměření výzkumného úsilí na želvy neumožňuje validně srovnat kognitivní schopnosti mezi jednotlivými skupinami plazů.

Plazi jsou schopni se dobře orientovat v prostoru, a to i poměrně složitými mechanismy, jakými jsou orientace na základě mentální mapy nebo s použitím různých kompasů. Nejvíce studovanou oblastí prostorové navigace jsou způsoby orientace při migraci mořských želv a orientace pomocí různých vizuálních vodítek v bludištích.

Z pokusů zaměřených na asociační učení převládají pokusy zaměřené na zrakovou diskriminaci. Plazi jsou schopni se učit podle barvy či vzoru povrchu, ale také i podle sluchových či čichových stimulů. Několik málo prací, které se zabývaly operantním podmiňováním, ukázalo, že jsou plazi schopni se naučit úkoly zahrnující manipulaci s objektem, jako například odsunutí předmětu bránícího dosažení potravy či stisknutí tlačítka. Přesto, že plazi jsou převážně solitérními živočichy, narůstá počet prací, které se věnují sociálnímu učení u plazů, zejména imitaci. I přes původní skeptický pohled nejsou kognitivní schopnosti plazů na nízké úrovni a jsou schopni obstát v některých experimentech, které zprvu byly navrženy pro savce či ptáky.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Adler, K., & Phillips, J. B. (1985). Orientation in a desert lizard (*Uma notata*): time compensated compass movement and polarotaxis. *Journal of Comparative Physiology A*, 156(4), 547-552.
- Amiel, J. J., Lindström, T., & Shine, R. (2014). Egg incubation effects generate positive correlations between size, speed and learning ability in young lizards. *Animal cognition*, 17(2), 337-347.
- Arnold, K., & Neumeier, C. (1987). Wavelength discrimination in the turtle *Pseudemys scripta elegans*.- *Vision research*, 27(9), 1501-1511.
- Avarguès Weber, A., Dawson, E. H., & Chittka, L. (2013). Mechanisms of social learning across species boundaries. *Journal of zoology*, 290(1), 1-11.
- Beltrami, G., Parretta, A., Petrucci, F., Buttini, P., Bertolucci, C., & Foà, A. (2012). The lizard celestial compass detects linearly polarized light in the blue. *Journal of Experimental Biology*, 215(18), 3200-3206.
- Bowmaker, J. K. (1998). Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye*, 12(3b), 541.
- Boycott, B. B., & Guillery, R. W. (1962). Olfactory and visual learning in the red-eared terrapin, *Pseudemys scripta elegans* (Wied.). *Journal of Experimental Biology*, 39(4), 567-577.
- Burger, J. (1990). Effects of incubation temperature on behavior of young black racers (*Coluber constrictor*) and kingsnakes (*Lampropeltis getulus*). *Journal of Herpetology*, 158-163.
- Burger, J. (1991). Effects of incubation temperature on behavior of hatchling pine snakes: implications for reptilian distribution. *Behavioral ecology and Sociobiology*, 28(4), 297-303
- Burger, J. (1998). Antipredator behaviour of hatchling snakes: effects of incubation temperature and simulated predators. *Animal Behaviour*, 56(3), 547-553.
- Carazo, P., Noble, D. W., Chandrasoma, D., & Whiting, M. J. (2014). Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1782).
- 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.

Casteel, D. B. (1911). The discriminative ability of the painted turtle. *Journal of Animal Behavior*, 1(1), 1.

Clark, B. F., Amiel, J. J., Shine, R., Noble, D. W., & Whiting, M. J. (2014). Colour discrimination and associative learning in hatchling lizards incubated at 'hot' and 'cold' temperatures. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68(2), 239-247.

Cote, J., & Clobert, J. (2007). Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1608), 383-390.

Crawford, N. G., Faircloth, B. C., McCormack, J. E., Brumfield, R. T., Winker, K., & Glenn, T. C. (2012). More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. *Biology Letters*, 8(5), 783.

Davis, K. M., & Burghardt, G. M. (2007). Training and long-term memory of a novel food acquisition task in a turtle (*Pseudemys nelsoni*). *Behavioural processes*, 75(2), 225-230.

Davis, K. M., & Burghardt, G. M. (2011). Turtles (*Pseudemys nelsoni*) learn about visual cues indicating food from experienced turtles. *Journal of Comparative Psychology*, 125(4), 404.

Day, L. B., Crews, D., & Wilczynski, W. (1999). Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal behaviour*, 57(2), 393-407.

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.

DeRosa, C. T., & Taylor, D. H. (1978). Sun-compass orientation in the painted turtle, *Chrysemys picta* (Reptilia, Testudines, Testudinidae). *Journal of Herpetology*, 25-28.

Diego-Rasilla, F. J., Pérez-Mellado, V., & Pérez-Cembranos, A. (2017). Spontaneous magnetic alignment behaviour in free-living lizards. *The Science of Nature*, 104(3-4), 13.

- Desfilis, E., Abellan, A., Sentandreu, V., & Medina, L. (2018). Expression of regulatory genes in the embryonic brain of a lizard and implications for understanding pallial organization and evolution. *Journal of Comparative Neurology*, 526(1), 166-202.
- Dugas-Ford, J., Rowell, J. J., & Ragsdale, C. W. (2012). Cell-type homologies and the origins of the neocortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201204773.
- Emer, S. A., Mora, C. V., Harvey, M. T., & Grace, M. S. (2015). Predators in training: operant conditioning of novel behavior in wild Burmese pythons (*Python molurus bivittatus*). *Animal cognition*, 18(1), 269-278.
- 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.
- Freake, M. J. (1999). Evidence for orientation using the e-vector direction of polarised light in the sleepy lizard *Tiliqua rugosa*. *Journal of Experimental Biology*, 202(9), 1159-1166.
- Gaalema, D. E. (2007). *Food choice, reinforcer preference, and visual discrimination in monitor lizards (Varanus spp.)* (Doctoral dissertation, Georgia Institute of Technology).
- Gaalema, D. E. (2011). Visual discrimination and reversal learning in rough-necked monitor lizards (*Varanus rudicollis*). *Journal of Comparative Psychology*, 125(2), 246.
- Garzanit, F. S., & Richardson, A. M. (1974). Black-white discrimination and orienting behavior in the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*). *Animal Learning & Behavior*, 2(2), 126-128.
- Gosling, S. D., & John, O. P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current directions in psychological science*, 8(3), 69-75.
- Greenberg, B. (1943). Social behavior of the western banded gecko, *Coleonyx variegatus* Baird. *Physiological Zoology*, 16(1), 110-122.
- Güntürkün, O., Stacho, M., & Ströckens, F. (2017). The brains of reptiles and bird, *Evolution of nervous systems*. Academic Press. 171-221

Hartline, P. H., Kass, L., & Loop, M. S. (1978). Merging of modalities in the optic tectum: infrared and visual integration in rattlesnakes. *Science*, *199*(4334), 1225-1229.

Healy, S. D., & Rowe, C. (2007). A critique of comparative studies of brain size. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *274*(1609), 453-464.

Heric, T. M., & Kruger, L. (1965). Organization of the visual projection upon the optic tectum of a reptile (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Comparative Neurology*, *124*(1), 101-111.

Holtzman, D. A. (1998). From slither to hither: orientation and spatial learning in snakes. *Integrative Biology: Issues, News, and Reviews: Published in Association with The Society for Integrative and Comparative Biology*, *1*(3), 81-89.

Chittka, L., & Niven, J. (2009). Are Bigger Brains Better?. *Current biology*, *19*(21).

Jander, R. (1975). Ecological aspects of spatial orientation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *6*(1), 171-188.

Kar, F., Whiting, M. J., & Noble, D. W. (2017). Dominance and social information use in a lizard. *Animal cognition*, *20*(5), 805-812.

Kirkish, P. M., Fobes, J. L., & Richardson, A. M. (1979). Spatial reversal learning in the lizard *Coleonyx variegatus*. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *13*(4), 265-267 .

Kis, A., Huber, L., & Wilkinson, A. (2015). Social learning by imitation in a reptile (*Pogona vitticeps*). *Animal cognition*, *18*(1), 325-331.

Leal, M., & Powell, B. J. (2012). Behavioural flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology letters*, *8*(1), 28-30.

Light, P., Salmon, M., & Lohmann, K. J. (1993). Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *Journal of Experimental Biology*, *182*(1), 1-10

Lohmann, K., & Lohmann, C. (1996). Orientation and open-sea navigation in sea turtles. *Journal of Experimental Biology*, *199*(1), 73-81.

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.

Lyson, T. R., Sperling, E. A., Heimberg, A. M., Gauthier, J. A., King, B. L., & Peterson, K. J. (2012). MicroRNAs support a turtle+ lizard clade. *Biology letters*, 8(1), 104-107.

Macedonia, J. M., Evans, C. S., & Losos, J. B. (1994). Male Anolis lizards discriminate video-recorded conspecific and heterospecific displays. *Animal Behaviour*, 47(5), 1220-1223.

Maoret, F., Beltrami, G., Bertolucci, C., & Foà, A. (2014). Celestial orientation with the sun not in view: lizards use a time-compensated sky polarization compass. *Journal of biological rhythms*, 29(2), 144-147 .

Martin, R. D. (1981). Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, 293(5827), 57-60.

Masters, C., & Shine, R. (2003). Sociality in lizards: family structure in free-living King's Skinks *Egernia kingii* from southwestern Australia. *Australian Zoologist*, 32(3), 377-380.

Mather, J. A., & Anderson, R. C. (1993). Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(3), 336.

Mittelstaedt, M. L., & Mittelstaedt, H. (1980). Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*, 67(11), 566-567.

Munch, K. L., Noble, D. W., Wapstra, E., & While, G. M. (2018). Mate familiarity and social learning in a monogamous lizard. *Oecologia*, 1-10.

Murphy, P. A. (1981). Celestial compass orientation in juvenile American alligators (*Alligator mississippiensis*). *Copeia*, 638-645.

Naumann, R. K., Ondracek, J. M., Reiter, S., Shein-Idelson, M., Tosches, M. A., Yamawaki, T. M., & Laurent, G. (2015). The reptilian brain. *Current Biology*, 25(8), R317.

Noble, D. W., Byrne, R. W., & Whiting, M. J. (2014). Age-dependent social learning in a lizard. *Biology letters*, 10(7), 20140430.

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.

Olton, D. S., Collison, C., & Werz, M. A. (1977). Spatial memory and radial arm maze performance of rats. *Learning and Motivation*, 8(3), 289-314.

Papi, F. (2001). Animal navigation at the end of the century: a retrospect and a look forward. *Italian Journal of Zoology*, 68(3), 171-180.

Paulissen, M. A. (2008). Spatial learning in the little brown skink, *Scincella lateralis*: the importance of experience. *Animal Behaviour*, 76(1), 135-141.

Pearce, J. M. (2013a). The study of animal intelligence, *Animal learning and cognition: an introduction*. Psychology Press, 2-22

Pearce, J. M. (2013b). Navigation, *Animal learning and cognition: an introduction*. Psychology Press, 264-293

Powell, R. W., & Peck, K. (1970). Instrumental aversive conditioning in the Skink *Eumeces Inexpectatus* studied with two test chambers. *Psychonomic Science*, 18(5), 263-264.

Pritz, M. B., Bass, A. H., & Northcutt, R. G. (1973). A simple apparatus and training techniques for teaching turtles to perform a visual discrimination task. *Copeia*, 1973(1), 181-183.

Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemans, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, 82(2), 291-318.

Rodda, G. H. (1984). The orientation and navigation of juvenile alligators: evidence of magnetic sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A*, 154(5), 649-658.

Rodríguez, 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. *Journal of Neuroscience*, 22(7), 2894-2903.

Rodríguez, F., López, J. C., Vargas, J. P., Broglio, C., Gómez, Y., & Salas, C. (2002). Spatial memory and hippocampal pallium through vertebrate evolution: insights from reptiles and teleost fish. *Brain research bulletin*, 57(3-4), 499-503.

Rothblum, L. M., Watkins, J. W., & Janssen, T. A. (1979). A learning paradigm and the behavioral demonstration of audition for the lizard *Anolis grahami*. *Copeia*, 490-494.

Shah, B., Shine, R., Hudson, S., & Kearney, M. (2003). Sociality in lizards: why do thick-tailed geckos (*Nephurus milii*) aggregate?. *Behaviour*, 140(8), 1039-1052.

Shanbhag, B. A., Ammann, V. H., & Saidapur, S. K. (2010). Associative learning in hatchlings of the lizard *Calotes versicolor*: taste and colour discrimination. *Amphibia-Reptilia*, 31(4), 475-481.

Shettleworth, S. J. (2010a). Cognition and the Study of Behavior, *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press. 3-23

Shettleworth, S. J. (2010b). Learning: Introduction and Pavlovian Conditioning, *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press. 3-23

Shine, R., Elphick, M. J., Harlow, P. S., Moore, I. T., LeMaster, M. P., & Mason, R. T. (2001). Movements, mating, and dispersal of red-sided gartersnakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*) from a communal den in Manitoba. *Copeia*, 2001(1), 82-91.

Šimková, O., Frýdlová, P., Žampachová, B., Frynta, D., & Landová, E. (2017). Development of behavioural profile in the Northern common boa (*Boa imperator*): Repeatable independent traits or personality?. *PLoS ONE*, 12(5).

Siviter, H., Deeming, D. C., van Giezen, M. F. T., & Wilkinson, A. (2017). Incubation environment impacts the social cognition of adult lizards. *Royal Society open science*, 4(11), 170742.

Siviter, H., Deeming, D. C., Rosenberger, J., Burman, O. H., Moszuti, S. A., & Wilkinson, A. (2017). The impact of egg incubation temperature on the personality of oviparous reptiles. *Animal cognition*, 20(1), 109-116.

Stone, A., Ford, N. B., & Holtzman, D. A. (2000). Spatial learning and shelter selection by juvenile spotted pythons, *Anteresia maculosus*. *Journal of Herpetology*, 575-587.

Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological review*, 55(4), 189.

Vance, V. J., & Richardson, A. M. (1968). Temperature-dependent maze learning in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Animal Behaviour*, 16(4), 429-436.

van Dongen, P. A. M. (1998). Brain size in Vertebrates, *The central nervous system of vertebrates*. Springer., 2099-2134

Van Sommers, P. (1963). Air-motivated behavior in the turtle. *Journal of comparative and physiological psychology*, 56(3), 590.

While, G. M., Uller, T., & Wapstra, E. (2009). Family conflict and the evolution of sociality in reptiles. *Behavioral Ecology*, 20(2), 245-250.

Whiting, M. J., & Greeff, J. M. (1999). Use of heterospecific cues by the lizard *Platysaurus broadleyi* for food location. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(6), 420-423.

Whiting, M. J., Xu, F., Kar, F., Riley, J. L., Byrne, R. W., & Noble, D. W. (2018). Evidence for social learning in a family living lizard. *Frontiers in Ecology and Evolution*.

Wilkinson, A., Coward, S., & Hall, G. (2009). Visual and response-based navigation in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, 12(6), 779.

Wilkinson, A., Chan, H. M., & Hall, G. (2007). Spatial learning and memory in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, 121(4), 412.

Wilkinson, A., Kuenstner, K., Mueller, J., & Huber, L. (2010). Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biology Letters*, 6(5), 614-616.

Wilkinson, A., Mueller-Paul, J., & Huber, L. (2013). Picture–object recognition in the tortoise *Chelonoidis carbonaria*. *Animal cognition*, *16*(1), 99-107.

Wiltschko, W., & Wiltschko, R. (2005). Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology A*, *191*(8), 675-693.

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.

Wyneken, J. (2007). Reptilian neurology: anatomy and function. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*, *10*(3), 837-853.

Yerkes, R. M. (1901). The formation of habits in the turtle. *Popular Science Monthly*, *58*, 519–525.

Zuri, I., & Bull, C. M. (2000). The use of visual cues for spatial orientation in the sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*). *Canadian Journal of Zoology*, *78*(4), 515-520.