

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

Schopnost reverzního učení u rypošů lysých

Bakalářská práce

Pavla Strolená

Školitelka: Mgr. Martina Konečná, Ph.D.

České Budějovice 2022

Strolená, P., 2022: Schopnost reverzního učení u rypošů lysých. [The ability of reversal learning in naked mole-rats. Bc. Thesis, in Czech.] – 50 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

This thesis is focused on the ability of learning in naked mole-rats. The aim of this study was to evaluate the ability of associative and reversal learning in these rodents in a simple Y-maze. The animals discriminated between two different odors, one of them was associated with reward. The second aim of this study was to evaluate the influence of sex, body weight and family affiliation of the tested individuals on learning performance. The associative and reversal learning was successfully accomplished, the influence of sex, body weight and family affiliation was established in some cases.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích dne 13. 4. 2022

.....
Pavla Strolená

Poděkování

Nejraději bych napsala jen jedno velké děkuji, které by patřilo všem, každému, kdo se na této práci, byť jen i nepatrným dílem, činem, radou nebo i jen pouhou přítomností, podílel; tito lidé ani nemusí mít tušení, že vůbec pomohli.

Slušelo by se ale na tomto místě jmenovitě poděkovat několika lidem. V první řadě vedoucí práce Mgr. Martině Konečné, Ph.D. za trpělivost, nápavitost, dobré rady a věcné diskuse. Dále dík zaslouží i MSc. Vedrana Šlipogor Milli, Ph.D. především za pohotové připomínky a ochotu. Takže Hvala! Neměla bych zapomenout zmínit Radku Peškovou, jak se starala a stará nejen o rypoše. A samozřejmě speciální cenu za obětavost s velkým „O“ si poctivě vysloužila i Míša Marková.

Zkrátka a jednoduše, DĚKUJI VŠEM!

Obsah

1	Úvod	1
1.1	Učení	1
1.1.1	Asociační učení.....	6
1.1.2	Reverzní učení	8
1.2	Y-bludiště.....	9
1.3	Rypoš lysý.....	10
2	Cíl práce.....	14
3	Metody.....	15
3.1	Jedinci	15
3.2	Y-bludiště.....	17
3.3	Popis experimentu.....	18
3.4	Průběh experimentu	19
3.5	Vyhodnocení experimentu	20
3.6	Zpracování videozáznamu	20
3.7	Statistická analýza.....	20
4	Výsledky	22
4.1	Výsledky GLM pro asociační učení	23
4.2	Výsledky GLM pro reverzní učení	24
5	Diskuse	26
5.1	Celková úspěšnost učení	26
5.2	Vliv pohlaví na výsledky v učení.....	29
5.3	Vliv tělesné hmotnosti na výsledky v učení	30
5.4	Vliv příbuznosti na výsledky v učení.....	32
5.5	Korelace latencí	33
5.6	Preference stran.....	34
6	Závěr	35
7	Seznam použité literatury	36
8	Přílohy	45

1 Úvod

Učení je proces, kterým jedinec získává nové zkušenosti. V učení se prolíná hned několik vědních oborů a disciplín, tímto procesem se zabývají pedagogové, psychologové, filosofové, sociologové, neurovědci, programátoři a mnozí další (Alexová, 2013). Jedna důležitá věda ve výčtu nebyla zmíněna – etologie – a právě z pohledu tohoto oboru bude na učení pohlíženo v této práci.

Nejpočetněji je ve třídě savců zastoupen řád hlodavců (Rodentia) s přibližně čtyřiceti procenty druhů této třídy. Hlodavci se stali předmětem mnoha výzkumů (Urison & Buffenstein, 1995; Buffenstein, 2005), včetně těch etologických (Costanzo et al., 2009; Mazza et al., 2018). Většinou jsou experimenty prováděny s laboratorně chovanými liniemi převážně nadzemních druhů hlodavců (Matzel et al., 2008). Výzkumu učení a dalších kognitivních schopností podzemních druhů hlodavců bylo věnováno pozornosti méně. Tato práce se věnuje výzkumu učení u podzemních rypošů lysých.

1.1 Učení

Prostředí, ve kterém se organismus vyskytuje, nebývá stabilní, neustále se mění, je tedy stále přítomným selekčním tlakem působícím na jedince, a vybírá tak ty, kteří mají schopnost být úspěšní i v proměnlivých podmínkách. Pokud organismus chce udržet s touto neustálou dynamikou krok, musí přizpůsobit nejen sebe, ale i své jednání a chování těmto změnám. Mezi nejčastější změny prostředí, kterým se organismy musejí přizpůsobovat, bývá kolísání množství živin a potravy, změny klimatických podmínek, změny v početnosti patogenů a predátorů nebo například i úkrytů (Milton, 1981; Shettleworth, 2010). U sociálních druhů tvoří podstatnou část prostředí i jedinci stejného druhu a jejich vzájemné interakce (Bond et al., 2007). Na proměnlivost prostředí může jedinec reagovat změnou stavby těla, změnou vnitřních procesů nebo přizpůsobením chování na základě předchozí zkušenosti, tedy učením (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2017). Zvláště pokud jsou změny prostředí rychlé, je učení oproti jiným adaptacím vhodnější, jedinec musí své chování upravit dle nových požadavků okolí opakovaně, to umožňuje právě učení (Milton, 1981).

Učení je tedy jedním z prostředků, jak zvířata interagují s okolím, pro přežití je tato schopnost nepostradatelná (Guido et al., 2017). Flexibilita, která je organismům skrze učení poskytnuta, umožňuje efektivněji využít aktuálně dostupné zdroje prostředí. Organismy tímto způsobem maximalizují své šance na přežití, příjem potravy, nalezení sexuálního partnera a minimalizují časové, a tím i energetické náklady s těmito operacemi spojenými

(Shettleworth, 2010). Učení může být chápáno jako schopnost zobecnit a rozvíjet informace získané na základě poznání, takové informace pak zvířata shromažďují, ukládají, analyzují a následně využívají. Také je možné setkat se s definicí, že učení je změna chování v důsledku zkušenosti, ta může být jak pozitivní, většinou ve formě odměny, tak i negativní, zpravidla nějaký trest, kterému se jedinec následně snaží vyhýbat (Rodrigues et al., 2010; Shettleworth, 2010).

Kdy se vlastně učení vyplatí a kdy ne? Lze formulovat nejdůležitější podmínky pro učení, mezi které patří v první řadě proměnlivost prostředí, dostatečná délka života jedince a zisk musí být větší než časové a energetické náklady, jež do procesu učení zvíře vloží (Dukas, 2013). Mezi další předpoklady pro učení patří pozornost, aby jedinec byl schopen vnímat a tvořit mezi jednotlivými podněty z okolí nové asociace (Dukas, 2004). Pro učení je důležité vnímat nejen podněty z vnějšího prostředí, ale také je důležité neignorovat informace z vnitřku těla (Shettleworth, 2010). S učením souvisí i organizace nervové soustavy (Sayol et al., 2016). Další dispozicí pro učení je paměť, a to krátkodobá i dlouhodobá (Shettleworth, 2010). Důležitým faktorem ovlivňujícím učení je v neposlední řadě také motivace (Dukas, 2013).

Motivaci je možné definovat jako proces, jež dokáže jedince aktivizovat a vyvolat u něj adekvátní reakci na přítomný podnět, který pochází buď z vnějšího nebo z vnitřního prostředí. Při učení je hlavní rolí motivace přimět testovaného jedince splnit daný úkol a pomoci mu tento úkol správně vyřešit. V případě diskriminačního učení bývá zpravidla správná volba odměněna, taková motivace je pozitivní. Existuje i negativní varianta motivace, kdy je chybná volba potrestána (Miller, 1957). Výběr motivací pro experiment je nutný přizpůsobit testovanému druhu. Nejčastěji používaná pozitivní motivace je potravní (Costanzo et al., 2009). U plazů je efektivnější zvolit místo potravní motivace teplotní motivaci, kdy tyto endotermní živočichové preferují teplejší místa (Day et al., 1999). U druhů, které jsou zvyklé žít ve skupinách, nebo je dokonce přítomnost ostatních příslušníků rodiny k životu nezbytná, je vhodná motivace sociální (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2017). Při použití negativních motivací je nutné dbát na to, aby újmy, ke kterým touto metodou testované zvíře přijde, byly co nejmenší. K tomuto účelu bývají využívány slabé elektrické výboje (Boycott & Guillery, 1962; Zerbolio, 1981) nebo znehodnocená potrava (Rodrigues et al., 2010; Foley et al. 2017).

Schopnost učení se významně liší mezi jednotlivými druhy. Bond a kolektiv (2007) testoval schopnost barevné a prostorové diskriminace u tří druhů ptáků z čeledi

krkavcovitých. Byly prokázány rozdíly jak mezi vzdáleněji příbuznými sojkami a ořešníkem, tak i rozdíly u blíže příbuznějších sojek. Sociální sojky modré vykazovaly v experimentu méně chyb než osaměle žijící ořešník americký nebo přizpůsobivý generalista sojka západní. Obdobně tomu bylo i ve studii od Fuss & Witte (2019), kteří testovali tři druhy rybiček rodu živorodka v úkolu reverzní vizuální diskriminace. Dva druhy byly blíže příbuzné (*Poecilia latipinna* a *P. mexicana*), třetím druhem byla jejich vzdálenější příbuzná *P. reticulata*. I v tomto případě byly nalezeny rozdíly mezi jednotlivými druhy. Mezdruhové rozdíly lze najít také ve schopnosti detekce podnětů poskytovaných okolím, tedy ve smyslové vybavenosti, na jejímž základě jedinci reagují na aktuální podmínky prostředí (Milton, 1981; Guido et al., 2017). Dokonce i mezi dvěma poddruhy včely medonosné (*Apis mellifera caucasica* a *A. m. syriaca*) byly patrné rozdíly v učení (Claudio et al., 2018).

Zároveň s mezidruhovými rozdíly byla v souvislosti s učením pozorována i značná individuální variabilita v rámci druhu (Fuss & Witte, 2019). Vnitrodruhová variabilita může mít genetický základ, kdy jeden nebo více fenotypů má oproti ostatním jeho variantám určité předpoklady pro učení (Lazarowski et al., 2014; Foley et al., 2017). Individuální variabilita v rámci druhu může být založena na ekologii, v učení se od sebe mohou odlišovat jedinci téhož druhu žijící v jiných podmínkách prostředí, kde je odlišná dostupnost a nabídka potravy nebo rozdílná míra predace (Tello-Ramos et al., 2018; Branch et al., 2020).

Nejčastěji mohou být vnitrodruhové rozdíly spjaty s pohlavím (Mazza et al., 2018), věkem (Matzel et al., 2008) a osobností (Guenther et al., 2014).

Rozdíly v pohlaví mohou být způsobeny odlišným životním stylem a využitím prostoru mezi samci a samicemi. Předpokládá se, a některé práce to i dokazují, že to pohlaví, které více disperguje, nebo musí aktivně shánět reprodukčního partnera, bezpečný úkryt či potravu, by mělo mít lépe rozvinuté prostorové učení a paměť, mnohdy to bývají právě samci (Galea et al., 1996; Barkley & Jacobs, 2007). Někdy však významné rozdíly mezi pohlavími v rámci prostorového učení obecně nejsou prokázány (Costanzo et al., 2009). Naopak ve flexibilitě učení mívají často navrch samice (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014).

Často je schopnost učení ovlivňována věkem, a to hned několika způsoby. Mladší mohou být při učení úspěšnější, jelikož bývají aktivnější a flexibilnější. Tak tomu bylo u norníků rudých v práci Mazza a kolektivu (2018). Jedním z důvodů, proč tomu tak je, bývá ještě poměrně vysoká plasticita nervové soustavy mladších (Curlik et al., 2014). Oproti

trochu starším jedincům mladí nemají zkušenosti, které by s pokročilejším věkem získali. Pro vyspělejší jednotlivce, dospělé, takové zkušenosti mohou znamenat poměrně velkou výhodu (Tello-Ramos et al., 2018). Pak je tu třetí věková kategorie, pokročilé stáří, kde se na takových jedincích už projevují nejružnější neduhy spojené se stárnutím, především zhoršené smyslové vnímání, pokles kognitivních schopností nebo snížení fyzické zdatnosti. K tomuto výsledku došli Matzel s kolektivem (2008), kteří testovali kognitivní schopnosti čtyřměsíčních a dvacetiměsíčních laboratorních myší v sedmi různých pokusech, v pěti z nich byly starší jedinci horší než mladší. S věkem souvisí i specifické období dospívání. To je spojeno s velkým množstvím změn – morfologickými, fyziologickými, hormonálními, sociálními, emocionálními nebo behaviorálními, které se mohou na učení projevit. Tak tomu bylo i u laboratorních potkanů, dospívající a dospělí se ve výkonu v reverzním učení lišili (Westbrook et al., 2018).

Na učení může mít vliv tělesná hmotnost jedince. Vyšší tělesná hmotnost je logicky spojována se sníženou aktivitou, dokonce obezita bývá spojována se změnami funkce mozku, které mohou mít za následek různé poklesy kognitivních schopností (Cheke et al., 2016). S hmotností souvisí i věk, ale závislost nemusí být nutně lineární. Mladší jedinci bývají oproti dospělým jedincům lehčí, často stejně tak, jako ti staří. Ti jsou lehčí kvůli snížené chuti přijímat potravu a kvůli úbytku svalové hmoty spjaté se stárnutím (Matzel et al., 2008, Manrique & Call, 2015).

V posledních několika letech je intenzivně studován vliv zvířecí osobnosti na učení a kognitivní schopnosti. Personalita má podle výsledků mnoha studií významný podíl na individuálních rozdílech ve schopnosti učení. Největší rozdíl v učení bývá mezi aktivními a plachými jedinci. Aktivní norníci rudí jsou zvyklí se rychleji rozhodovat na úkor bezpečnosti, svým chováním se snaží maximalizovat zisk za cenu rizika. Nejsou ale příliš flexibilní, naučit se opačný úkol jim činí jisté obtíže. Naopak plachým norníkům trvá učení déle, jelikož jsou zvyklí svým pomalejším a komplexnějším pozorováním více vnímat okolí, tento širší přehled jim poskytuje flexibilitu v jednání oproti aktivním jedincům (Mazza et al., 2018). Obdobně tomu bylo i u morčat, kdy se odvážní, aktivní a agresivnější jedinci prvotní úkol naučili rychleji než jejich protějšky. Méně agresivním morčatům stačilo na úspěšné vyřešení reverzního učení méně pokusů (Guenther et al., 2014).

Existuje několik typů učení. Ty mohou být rozděleny podle různých kritérií do mnoha kategorií. Zde se zaměříme na dělení podle náročnosti. Nejzákladnějším typem učení je habituace, jinak označována jako navykání. Toto neasociační učení spočívá

v přivyknutí na podnět, jemuž je organismus vystaven. S rostoucím počtem expozic jedince tomuto stimulu odpovídající reakce slábne, případně zcela vymizí, neboť význam tohoto podnětu zaniká. Za jak dlouho příslušná reakce vymizí závisí na intenzitě, době trvání a frekvenci podnětu (Thompson & Spencer, 1966). Organismus si tak může zvyknout například na hlasité zvuky, které zprvu vyvolávaly strach (Weisenberger et al., 1996).

Dalším elementárním typem neasociačního učení je senzitivace. Jedná se o opak habituace. Odezva organismu na prezentovaný podnět je s počtem vystavení silnější, dokonce i když je původní podnět slabší intenzity. Zvýšení citlivosti vůči přítomnému podnětu probíhá zpravidla rychleji než opačný proces habituace. Pokud je tedy například krysa opakovaně vystavena konstantnímu šokovému signálu, s postupným opakováním je její leknutí větší a větší (Davis et al., 1993).

Imprinting, neboli vtištění, je další ze základních typů učení. Tato dovednost bývá často geneticky naprogramována a umožněna jen v senzitivní fázi vývoje jedince. Tato perioda je sice velmi krátká, zato uložení vtištěné informace, nejčastěji fixace obrazu rodiče nebo reprodukčního partnera, bývá velmi stabilní (Lorenz, 1937).

Pokročilejším typem učení je podmiňování, které může být dále děleno. Nejčastěji je možné se setkat s klasickým nebo operantním podmiňováním.

Klasické podmiňování, jehož zakladatelem je I. P. Pavlov, je založeno na spojování nepodmíněného podnětu, vyvolávajícího nepodmíněnou reakci, s primárně neutrálním podnětem, který původně reakci nevyvolá. Po dostatečném opakování se vytvoří spojení mezi neutrálním podnětem a nepodmíněnou reakcí, podnět je tak podmíněn, reakce na takový podnět je označována jako podmíněná. Tento způsob učení je pasivní metodou, naučená reakce vzniká nevědomě (Pavlov, 1927; in Gershman & Niv, 2012).

Druhým typem je operantní podmiňování, je však možné se setkat i s názvem instrumentální podmiňování nebo také učení úspěchem či pokusem a omylem. V tomto případě je učen vztah mezi určitým chováním a odměnou, případně trestem. Na rozdíl od klasického podmiňování je to operantní aktivní učící metodou, naučené chování vzniká vědomě, testovaný jedinec záměrně upřednostňuje dané chování před tím, jež jej neuspokojovalo (Skinner, 1938). Tvorby spojení mezi chováním a odměnami jsou často zkoumány ve studiích o asociačním a reverzním učení, kterým se zabývá i tato práce, proto toto téma bude ještě podrobněji popsáno dále.

Mezi obtížnější typy učení patří observační učení nebo učení vhladem. Tyto typy vyžadují pokročilejší kognitivní schopnosti. Často jsou tyto typy učení spojeny s životem v societách (Zentall, 2003; Bird & Emery, 2009).

Učení nápodobou, nebo také observační učení, je velmi důležitý a poměrně rozšířený způsob učení. Ve skupinách jedinec získává nové informace a postupy buď prostým pozorováním a následnou nápodobou ostatních, nebo jej starší a zkušenější jedinci mohou novým úkonům aktivně učit, čímž danou dovednost přenáší do další generace. Může být provedena i nápodoba motoriky pomocí kinestetického učení (Zentall, 2003).

Další způsob, který vyžaduje vyšší kognitivní schopnosti, je učení vhladem. Při tomto učení jedinci postačuje na vyřešení daného úkolu jen jeden pokus. Nejprve se daný jedinec nad úkolem nejspíše zamyslí, vytvoří si mentální reprezentaci problému, při které si představuje, jak manipulovat s předměty, odhalí správné řešení, a to pak provede. Tohoto typu učení jsou schopni například zástupci čeledi krkavcovitých, havrani (Bird & Emery, 2009).

V následujících odstavcích budou charakterizovány jen typy učení související s touto prací, tedy nejprve asociační a posléze reverzní učení s jedním zvratem.

1. 1. 1 Asociační učení

Jednou z možností, jak poznávat prostředí, je asociační učení. Tento způsob je zařazován mezi aktivní učící metody. Proměnlivost prostředí aktivuje tvorbu asociací. Toto učení je nejzákladnější formou učení, je zásadní pro přežití, získávání potravy, vyhýbání se predátorům i pro hledání reprodukčního partnera (Shettleworth, 2010).

Základem tohoto typu učení je vytvořit asociaci, spojení, souvislost mezi podněty nebo událostmi. K tomu je často využíváno operantního podmiňování. Obvykle bývá učena spojitost mezi podnětem a důsledkem. Po vytvoření asociace podnět předpovídá příslušný důsledek. Podnět bývá nějaký druh signálu. Signály jsou vizuální, akustické, olfaktorické, hmatové nebo chuťové. Mohou mít pozitivní i negativní charakter. Důsledek, který následuje výběru podnětu, bývá zpravidla pozitivní nebo negativní. Mezi pozitivní patří zejména odměny, mezi negativní tresty (Skinner, 1938).

V praxi probíhá experiment týkající se asociačního učení následovně. Subjekt je vycvičen tak, aby podněty od sebe rozlišoval. Pro jednoduchost je nejčastěji volena diskriminace mezi dvěma možnostmi, mezi správnou a chybnou variantou. Obě varianty

jsou od sebe zřetelně odlišeny pomocí pestré škály signalizací a důsledků, motivací i trestů (Rodrigues et al., 2010; Mazza et al., 2018).

Podnět, signál, bývá zpravidla vizuálního charakteru. Nejčastěji je možné se při vizuálním asociačním učení setkat s úkolem na diskriminaci barev (Guido et al., 2017; Westbrook et al., 2018). Další možností, jež využívá zrakových vjemů, je rozlišování tvarů a objektů (O'Hara et al., 2015). Jsou využívány i nejrůznější zvuky, od krátkých pípnutí, přes harmonické až po kakofonické signalizace (Laschober et al., 2021). Signál může být i chemická látka, k její detekci je využíván především čich a chuť. Čichem je možné rozlišovat mezi známými a neznámými vůněmi, ale i nepříjemnými pachy (Matzel et al., 2008). Mohou být použity i rozličné chutě (Rodrigues et al., 2010). Méně obvyklé jsou metrické podněty, které mohou být využity především v bludištích s rameny (T-bludiště, Y-bludiště, radiální bludiště), ta jsou v tomto případě rozdílně dlouhá (Wright et al., 2019).

Signál může být spojen se správnou možností, tu značí odměna, nejčastěji ve formě potravy. Aby byla touha po potravě větší, mnohdy je testovaným jedincům několik hodin před experimentem odeprána (Costanzo et al., 2009), nebo bývá volen pamlssek, který zvířata dostávají jen výjimečně, za odměnu (Matzel et al., 2008). Bez potravní odměny bývá naučená asociace, naučené chování, pevnější, takový proces ale zpravidla vyžaduje mnohem více času a opakování. Potrava není zdaleka jediný způsob odměny, často je využita sociální motivace. Ta bývá využívána především u sociálně žijících druhů. Přítomnost příslušníků rodiny v „cíli“ nebo vědomí navrácení zpět k rodině může být pro jedince odměnou, se kterou si spojí průvodní signál (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2017; Mazza et al., 2018).

Signál může značit i chybnou volbu, v takovém případě často následuje trest. Při používání trestů je třeba dbát zvýšené opatrnosti, aby šok nezanechal na jedinci následky horší, než bylo zamýšleno. Nejčastěji je možné se ve výzkumech setkat se slabými elektrickými výboji (Boycott & Guillery, 1962; Zerbolio, 1981) a odpornými chutěmi (Rodrigues et al., 2010; Foley et al., 2017).

Logicky, příjemné signály, tedy barvy, které zvíře zná ze svého prostředí, kde žije, nebo harmonické zvuky (Laschober et al., 2021), vůně (Mazza et al., 2018), jsou spojovány se správnou volbou. Nepříjemné signály, mezi které patří výstražné barvy, hlasité zvuky (Laschober et al., 2021), elektrické šoky (Zerbolio, 1981) a odpudivé chutě (Foley et al., 2017) označují chybnou volbu. Značení chybné volby trestem může posílit odpor k chybné volbě a umocnit tak význam správné volby, toto schéma by bylo vhodné pro asociační

a reverzní učení s jedním zvratem, dle studie Jagera a kolektivu (2020) by to ale nemuselo být vhodné nastavení experimentu týkajícího se sériového reverzního učení, kdy trestání chybné odpovědi, se kterou by se jedinec v rámci série obrátů setkával poměrně často, by mohlo zhoršovat motivaci zvířete se takového testu vůbec účastnit, nemluvě o tímto způsobem vyvolané vysoké míře stresu.

Není vyloučeno použití více různých signálů dohromady, jejich kombinace posiluje význam správné nebo chybné volby. Kombinace podnětů byla využita v práci Laschober a kolektivu (2021), kdy správná možnost byla označena vizuálně, akusticky a odměnou byl arašíd, chybná volba byla značena jiným vizuálním a akustickým signálem.

Aby tvorba asociací byla efektivní, je důležité vhodně zvolit signál i odměnu, případně trest, aby byl pro testovaného jedince detekovatelný a dostatečně odlišný od druhé možnosti. Záležet bude i na smyslové vybavenosti jedince, tu je třeba mít na paměti při volbě vhodného experimentálního designu, aby byl pro testovaný druh relevantní. Claudio s kolektivem (2018) testovali včely, byly jim předkládány barevné a čichové podněty. Právě barvou a čichem se včely řídí při opylování květin.

Pokud testovaný jedinec dosáhne předem stanoveného kritéria správně provedených asociací, může postoupit do reverzního učení, je-li to cílem studie.

1. 1. 2 Reverzní učení

Schopnost úspěšně přizpůsobovat chování proměnlivým podmínkám obývaného prostředí je označována jako behaviorální flexibilita. Vyznačuje se především dovedností potlačit chování, které v daný okamžik není žádoucí, není již ziskové, a vyvinout novou reakci na změny, nové chování, které bude jedinci poskytovat výhodu. Nejjednodušší, spolehlivou, objektivní, a tudíž v praxi nejčastěji používanou metodou, jak otestovat míru behaviorální i kognitivní flexibility a inovativnosti, je reverzní učení (Brown & Tait, 2014). Je důležité mít na paměti, že se jedná o metodu nepřímou, samotné učení měřit nelze, k vyhodnocení kognitivních schopností a procesů je zapotřebí sledovat chování jedinců v různých testovacích prostředích a na základě změn v chování a jednání pak lze kognitivní schopnosti odvodit (Matzel et al., 2008; Shettleworth, 2010).

V tomto testu je sledováno, zda je zvíře schopné inhibovat v asociačním učení osvojený úkon a jak dlouho tato inhibice trvá. Dále je analyzováno, zda jsou testovaní jedinci schopni vytvořit novou asociaci, opačnou. Původně neodměňovaný nebo trestaný podnět je náhle odměněn na úkor toho druhého. Správná, v asociačním učení odměňovaná

volba, je náhle bez odměny, často po jejím výběru následuje trest. Chybná volba z asociačního učení je trestu zbavena, naopak, po výběru této možnosti je testovaný jedinec odměněn, buď pamlskem nebo navrácením mezi ostatní členy skupiny (Shettleworth, 2010; Izquierdo & Jentsch, 2012). Takový zvrát oproti jednoduchému asociačnímu učení vyžaduje od testovaného jedince vyšší kognitivní schopnosti, ne každý tuhle úlohu úspěšně dokončí (Gingins et al., 2018).

Reverzním učením se můžeme dopracovat ke třem výsledkům (Fritz, 1930). Tím prvním je, že se zvíře nepodaří přeučit, není schopné potlačit získanou spojitost mezi podněty, bývá z dalších experimentů vyloučeno (Gingins et al., 2018). Druhá možnost je ta, že jedinec je úspěšně přeučen, ale na dokončení této fáze potřeboval v průměru více pokusů než na asociační učení. Tento slabší výkon může naznačovat, že reverzní učení je relativně složitý úkol, předchozí vzpomínky jej silně ovlivnily (Lazarowski et al., 2014; Guido et al., 2017). Může nastat i třetí situace, kdy na úspěšné reverzní učení bude zvířeti stačit méně pokusů, než které potřeboval k vytvoření asociace, vzpomínky z předešlé fáze asociačního učení mohou mít na reverzní učení i pozitivní vliv. Tento výsledek je u reverzního učení s jedním zvrátem poměrně vzácný, spíše je možné se k němu dopracovat až po několikátém obratu při sériovém reverzním učením (Chow et al., 2015; Mazza et al., 2018).

Pokud to schopnosti testovaného zvířete a okolnosti dovolují, je možné přistoupit i k sériovému reverznímu učením. Pokud zvíře obstálo při prvním zvrátem a bylo schopné se obrácenou diskriminací úspěšně přeučit, mohou mu být podněty mezi sebou opakovaně zaměňovány. V takovém případě je sledováno, zda je jedinec schopný se asociaci přeučit opakovaně. Pokud je v rámci této série provedeno dostatečné množství zvrátů, přesnost testovaného jedince se může zlepšit až na pouhou jednu provedenou chybu, tu při odhalení obratu. I takové byly výsledky některých studií (Mackintosh & Mackintosh, 1964). Míra zlepšení s postupnými obraty značí kognitivní flexibilitu zvířete (Fritz, 1930; Shettleworth, 2010). Sériové reverzní učení ale nebylo předmětem zájmu této práce.

1.2 Y-bludiště

Experimenty zabývající se učením je možné provádět jak ve volné přírodě (Branch et al., 2020), tak v laboratořích (Matzel et al., 2008). V poslední době badatelé přesouvají výzkum kognitivních schopností do přirozeného prostředí za účelem zjištění, zda výsledky získané v umělých podmínkách lze replikovat i na divoce žijící jedince. Výhodou tohoto experimentálního uspořádání je především to, že může odhalit záležitosti spjaté

s prostředím, které testovaný jedinec za normálních okolností obývá, takové záležitosti, které by testování v laboratoři nedetekovalo. Okolní prostředí ale může být neomezeným zdrojem faktorů ovlivňujících experiment, proto jsou pokusy vykonávané v laboratořích stále důležité, nepostradatelné a jejich výsledky nejsou méněcenné. Výhodou práce v laboratoři je především možnost standardizovat podmínky, za jakých bude experiment proveden a poskytuje všem zúčastněným stejné okolnosti, za kterých budou testování (Kumpan et al., 2020).

V laboratorních experimentech roli prostředí často přebírají arény a bludiště, kterých je celá řada, každý typ je vhodný pro určitý okruh testů. Pro testování učení a pracovní paměti je možné využít Lashleyho bludiště, kdy cesta ze startovního boxu do cíle vede skrz obdélníkový box s několika propojenými uličkami (Matzel et al., 2008). Prostorové učení a pracovní paměť může být testována také v bludišti s radiálními rameny, kterých bývá obvykle osm, na jejich konce je možné umístit odměnu (Matzel et al., 2008). Pro testování prostorového učení je využíváno také Morrisovo vodní bludiště. V nádobě obvykle kruhového průměru naplněné vodou musí testované zvíře pomocí poskytnutých vodítek nalézt bezpečnou plošinu (Matzel et al., 2008). Diskriminační testy je možné provádět v komorách čtvercového tvaru, kdy rozlišované varianty jsou umístěny v jednotlivých rozích, mohou být odděleny přepážkou (Matzel et al., 2008). Dvouvýběrové diskriminační a asociační testy jsou prováděny také v T-bludišti, na konci jednoho z ramen je umístěna odměna, ramena mohou být odlišně označena (Matzel et al., 2008; Wright et al., 2019). Úskalím tohoto typu bludiště může být to, že testovaný jedinec z rozhodovací oblasti vidí na konce ramen. Tento problém řeší další typ bludiště – ypsilonové. To je díky svému jednoduchému designu a široké škále použití velmi oblíbené. Klasické Y-bludiště bylo využito k testování reverzního učení u norníků rudých (Mazza et al., 2018), u koz domácích (Langbein, 2012), v modifikované podobě i u ovcí (Hunter et al., 2015).

1.3 Rypoš lysý

Rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) je velmi zvláštní druh savce, který patří do řádu hlodavců (Rodentia) a čeledi rypošovitých (Bathyergidae) (Jarvis & Sale, 1971, Faulkes & Bennett, 2013). Kvůli odlišnosti rypošů lysých od ostatních zástupců rypošů je možné se setkat také se zařazením tohoto hlodavce do samostatné čeledi Heterocephalidae (Patterson & Upham, 2014). Rypoš lysý byl poprvé popsán roku 1842 německým přírodovědcem E. Rüppellem (Starck, 1957).

Tento hlodavec žije ve východní Africe, v aridní a semiaridní oblasti Somálského poloostrova. Dle regionu výskytu lze u tohoto druhu rozlišovat dvě jeho formy, a to východní formu, která se vyskytuje především na území východní Etiopie, a jižní formu, která obývá oblast jižní Etiopie, severní Keni a Somálska (Starck, 1957). Dle Zemlemerova a kolektivu (2020) jsou tyto dvě formy natolik odlišné, že je lze považovat za dva rozdílné poddruhy, ne-li za dva různé druhy.

Ryposh lysý je podzemním druhem hlodavce. V podzemí si hloubí systém tunelů, který je velmi komplexní, provázané chodby mohou dosahovat délky i 595 m (Jarvis, 1985), je možné se setkat s údaji přesahující 3 km, tunely mohou dosahovat do hloubky dvou metrů. Kopání chodeb je pro tato zvířata náročné, půda v těchto vyprahlých oblastech je suchá a tvrdá, tedy vyjma období dešťů. Život v tomto drsném prostředí ale skýtá mnoho výhod, počínaje bezpečným úkrytem před predátory, nepřízní počasí a potravou konče. Systém chodeb má několik úrovní, hlouběji bývají nory, nejbliže k povrchu jsou tunely, které vedou k potravě, k hlízám, tudíž jsou jen několik málo desítek centimetrů pod povrchem (Brett, 1991). V takovém podzemním systému je možno nalézt jednu rodinu až o 295 členech (Jarvis, 1985).

Jsou to nejmenší rypoši, tělo měří do 10 cm a váží obvykle 40 g (Jarvis & Sale, 1971). Hlavní samice, královna, bývá, díky prodloužení bederních obratlů, s 13 cm a až 80 g největším jedincem v rodině, také bývá světleji zbarvená (O'Riain et al., 2000). Dříve byli tito hlodavci považováni za ještě holá mláďata svých chlupatých příbuzných. Od ostatních rypošů se odlišují kromě redukce srsti i dlouhým ocasem. Charakteristickým znakem těchto hlodavců jsou nápadné řezáky, které se spolu se silnými žvýkacími svaly hodí jak ke hloubení podzemních chodeb, tak i ke zpracovávání potravy (Jarvis & Sale, 1971).

Život v podzemí vyžaduje i jisté adaptace na toto specifické prostředí. V podzemí není brilantní zrak zapotřebí, to ale neznamená, že jsou rypoši slepí. Jejich oči jsou zmenšené a vnímají světlo, kterému mají tendence se vyhýbat (Jarvis & Sale, 1971; Hetling et al., 2005). Nemají ušní boltce, pouze jakési výstupky o velikosti špendlíkové hlavičky. Hbité končetiny umožňují rypošům rychlý pohyb vpřed i vzad (Jarvis & Sale, 1971). Co se týče metabolismu (Urison & Buffenstein, 1995), termoregulace (Buffenstein & Yahav, 1991) a tolerance nižších hodnot kyslíku (Larson & Park, 2009), byly prokázány jisté zvláštnosti spojené s podzemním životem, a i proto jsou tato zvířata stále intenzivně studována.

Jelikož rypoši lysí žijí v polopouštních oblastech, kde panují vysoké teploty a srážky jsou zde málo časté, diverzita rostlin je v těchto oblastech nízká, značně dominantní jsou zde hlíznaté rostliny. Právě hlízy, cibule, kořeny a oddenky jsou hlavní součástí rypošího jídelníčku, a to jak v přirozeném prostředí (Jarvis & Sale, 1971), tak v zajetí, kde jsou krmeny především mrkví, batáty, brambory, červenou řepou, petrželí, celerem, pro zpestření banánem a jablkem (takto jsou rypoši lysí krmeni v chovech Jihočeské univerzity v Č. Budějovicích, obdobně např. i v práci Delaney et al., 2013). Hlízy zprostředkovávají těmto zvířatům poměrně vysoký příjem vlákniny a veškerý příjem vody. Aby byla využita nejen veškerá voda, ale i ostatní živiny přijaté v potravě, rypoši požírají své exkrementy. Mladí jedinci si požíváním výkalů starších rypošů doplňují střevní mikroflóru o prospěšné mikroorganismy (Buffenstein & Yahav, 1991). Protože potrava je v suchých oblastech poměrně izolovaná (Jarvis & Sale, 1971), vyplatí se mít na hledání potravy pomocníky v podobě příslušníků rodiny (Lovegrove & Wissel, 1988).

Rypoši lysí žijí v početných rodinách (Jarvis & Sale, 1971), ve kterých se nejčastěji rozmnožuje jen samice královna a jeden, někdy i více hlavních samců (Brett, 1991; Lacey & Sherman, 1991). Ani přítomnost více hlavních samic není vyloučena, stává se tak po smrti královny, kdy se o její post uchází ostatní samice, které mezi sebou bojují, až jedna vyhraje (Clarke & Faulkes, 1997). Samice je březí přibližně 70 dní, rodí poměrně početné vrhy o 12 i více jedincích čtyřikrát až pětkrát do roka (Jarvis et al., 1994). Jelikož disperze je v podmínkách, kde rypoši žijí, poměrně riskantní záležitostí, vyplatí se zvířatům zůstat v rodině, kde pomáhají rodičům s péčí o potomstvo, o své sourozence (Lacey & Sherman, 1991; Bourke, 2014). Na základě charakteristik týkajících se rozmnožování a kooperativní pomoci bývá rypoš lysý označován za eusociálního hlodavce (Jarvis, 1981).

Tito už od pohledu zajímaví hlodavci se do hledáčku výzkumníků dostali nejen díky sociálnímu uspořádání (Jarvis, 1981), ale i díky jiným vlastnostem, především spojených s adaptacemi na život pod zemí (Buffenstein & Yahav, 1991). V poslední době se rypoši lysí stali modelovým organismem v medicínských studiích týkajících se údajné rezistence vůči rakovině (Buffenstein, 2005; Liang et al., 2010) nebo pomalého stárnutí (O'Connor et al., 2002; Saldmann et al., 2019). Málo pozornosti je ve srovnání s ostatními hlodavci věnováno výzkumu kognitivních schopností tohoto druhu, přitom i z pohledu již zmiňovaných medicínských témat by výzkum kognice mohl být přínosný.

Například rypoši se dožívají poměrně vysokého věku, někteří i tři desítek let (O'Connor et al., 2002). Proto jsou tato zvířata často subjektem testů zabývajících

se buněčným stárnutím a oxidativním stresem (Saldmann et al., 2019). Bylo by tedy jistě zajímavé poměřit schopnosti učení mezi různými věkovými skupinami, tak, jak je to hojně zkoumáno i u ostatních hlodavců (Matzel et al., 2008) a například ověřit, zda s vyšším věkem přichází pokles kognitivních schopností, jak bývá prokazováno i u jiných druhů (Matzel et al., 2008).

Často je řešena také celková délka tunelů podzemních systémů, jež tato zvířata obývají. Mnohdy je možné se setkat s opravdu pozoruhodnými údaji v řádech kilometrů. Navíc síť těchto chodeb je značně komplexní (Brett, 1991). V takovém prostředí musí být obtížné se orientovat, zvířata se to musela nějak naučit a cesty si pamatovat. Porovnání jejich kognitivních schopností v těchto parametrech s ostatními druhy by bylo jistě zajímavé.

2 Cíl práce

Prvním cílem této práce je zhodnotit schopnost asociačního a reverzního učení u rypošů lysých v jednoduchém ypsilonovém bludišti.

Druhým cílem je zhodnotit vliv pohlaví, tělesné hmotnosti a příslušnosti k rodině na výkon jedince v učebním úkolu.

3 Metody

3.1 Jedinci

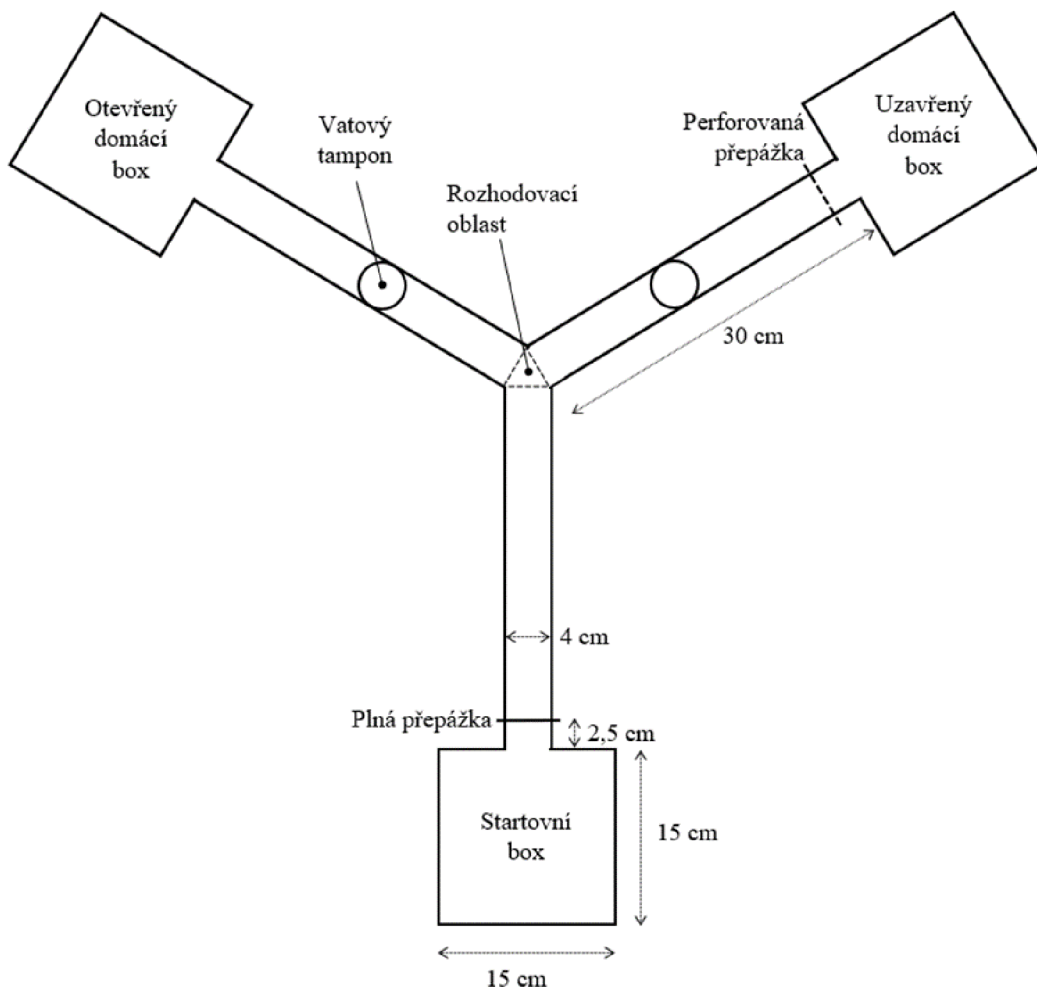
Celkem bylo testováno 45 jedinců rypoše lysého (31 samic a 14 samců) ze třech různě početných rodin. V nejmenší rodině bylo testováno všech osm jedinců. Ze středně velké rodiny o patnácti členech bylo pro experiment vybráno třináct rypošů, hlavní samec se samicí nebyli testováni. Z největší rodiny, která je tvořena 47 jedinci, bylo pro pokus vybráno celkem 24 zvířat. Podrobnosti o příslušnosti k rodině, zastoupení pohlaví a původu jedinců jsou zaznamenány v Tabulce I. Všem testovaným jedincům byl v době experimentu alespoň jeden rok. Jednotlivé rodiny žijí odděleně v plastových systémech v jedné místnosti, kde se teplota pohybuje kolem 25 °C a vlhkost vzduchu v této místnosti dosahuje přibližně 50 %. Během experimentu bylo o zvířata pečováno dle normálního režimu. Potrava byla dostupná *ab libitum*. Systémy obsahují podestýlku ve formě hoblin, která byla pravidelně obměňována.

Tab. I: Pohlaví a původ testovaných rypošů lysých, NA = datum narození neznámý.

HS (rodina)	ID/TET	POHLAVÍ	PŮVOD	NAROZENÍ	PŘIVEZENÍ
1	ID2057	M	ZOO Drážďany	2014	02.09.2016
1	ID7296	M	ZOO Drážďany	2014	02.09.2016
1	ID2308	F	ZOO Praha	NA	24.09.2009
1	ID9270	F	PřF JU	21.07.2019	–
1	TET129	F	PřF JU	21.07.2019	–
1	TET134	F	PřF JU	21.07.2019	–
1	ID8851	M	PřF JU	21.07.2019	–
1	TET127	F	PřF JU	21.07.2019	–
2	ID6412	F	PřF JU	28.07.2019	–
2	ID7309	F	PřF JU	09.11.2015	–
2	ID7343	M	PřF JU	09.11.2015	–
2	ID5254	F	PřF JU	28.07.2019	–
2	ID2908	F	PřF JU	12.04.2018	–
2	ID0743	M	PřF JU	28.07.2019	–
2	TET58	F	PřF JU	28.07.2019	–
2	TET49	M	PřF JU	28.07.2019	–
2	TET57	M	PřF JU	28.07.2019	–
2	ID7144	F	PřF JU	09.11.2015	–
2	TET56	M	PřF JU	28.07.2019	–
2	ID0393	F	PřF JU	29.07.2016	–
2	ID3034	F	PřF JU	29.07.2016	–
9	TET17	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET26	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	ID2848	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	ID9343	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET29	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	ID8052	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	ID5101	M	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET19	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET34	M	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET47	M	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	ID7809	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET25	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET9	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET12	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET13	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	ID1188/6704	M	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET45	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET14	M	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET18	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET28	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET15	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET16	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET24	F	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020
9	TET35	M	ZOO Plzeň	NA	18.09.2020

3.2 Y-bludiště

Rypoši byli testováni v klasickém jednoduchém ypsilonovém bludišti (Mazza et al., 2018) z průhledného plastu (Obr. 1). Dva koncové boxy, zvané domácí, byly ze tří stran zatemněny pomocí černého kartonu a rovnoměrně naplněny použitou podestýlkou z domovského systému testovaného rypoše. Vstup do jednoho z těchto boxů byl uzavřen vyjímatelnou perforovanou přepážkou. Třetí, startovní box, nebyl zatemněn, ani ničím naplněn, a ani opatřen víkem, od bludiště byl oddělen plnou vyjímatelnou přepážkou. Bludiště bylo umístěno v testovací místnosti na pracovním stole na přesně daných neměnných značkách. V místnosti byla udržována konstantní teplota 26 °C i intenzita osvětlení. Experimenty byly snímány pomocí kamery (Sony DSC-RX0, GoPro Hero 5) umístěné 1,2 m nad bludištěm.



Obr.1: Schéma ypsilonového bludiště – startovní a domácí boxy, ramena označená ovocným pachem na vatových tamponech.

3.3 Popis experimentu

Samotný experiment vycházel částečně z práce na normících rudých od Mazza a kolektivu (2018) a skládal se ze dvou sérií pokusů – asociačního učení, zkráceně jen učení, a z reverzního učení, zkráceně přeučování.

V asociačním učení bylo cílem vytvořit u rypoše asociaci mezi ovocnou vůní a správnou cestou do otevřeného domácího boxu. V experimentu byly použity dvě pro zvířata neznámé vůně, respektive dva ovocné džusy – ananasový a mangový. Jedním džusem byla označena cesta do otevřeného domácího boxu, ze kterého byl testovaný jedinec ihned navrácen domů, druhá ovocná vůně značila chybné rameno bludiště, slepé, nevedlo do domácího boxu. Polovina rypošů měla správné rameno označené ananasovým džusem, druhá polovina mangovým.

V reverzním učení bylo cílem úspěšně naučené rypoše úkolu přeučit. Pokud byla správná cesta vedoucí do bezpečného boxu při učení značena mangovým džusem a slepé rameno bludiště označeno ananasovým džusem, při přeučování byla správná cesta označena ananasovým džusem, mangový značil slepé rameno a naopak.

Testovaná zvířata měl k výkonu úkolu motivovat pach domova z použitých hoblin umístěných v domácích boxech. Odměnou jim bylo okamžité navrácení do domácího systému, kde byli ponecháni v klidu alespoň 30 minut.

Před samotným učením bylo zapotřebí, aby se rypoš s novým prostředím ypsilonového bludiště seznámil. K tomu sloužil tzv. „zero trial“. Během tohoto šestiminutového pokusu byly již v obou ramenech umístěny oba ovocné džusy na tamponech a jeden z domácích boxů byl uzavřen perforovanou přepážkou. Po uplynutí tohoto časového intervalu byl rypoš z bludiště vyndán a ihned navrácen do domovského systému. „Zero trial“ a první učící pokus probíhaly vždy tentýž den.

Jedinec mohl být testován maximálně dvakrát za den, a to s minimálním časovým rozestupem mezi dvěma testy alespoň 30 minut. Ve většině případů byl rypoš testován právě dvakrát denně a průměrná doba rozestupu mezi jednotlivými testy v rámci dne byla 90 minut.

Pokud jedinec úspěšně dokončil proces učení, nebyl už ten den testován. Do reverzního učení nastoupil až následující den. Při reverzním učení nebyl prováděn „zero trial“.

Vatové tampony s džusy byly do ramen vkládány podle jednoduchého pravidla střídání stran. Pokud první testovaný rypoš měl příslušně označené otevřené rameno vedoucí do domácího boxu na levé straně, v pořadí druhému testovanému rypoši bylo otevřeno rameno vedoucí do domácího boxu na pravé straně, třetímu zvířeti byl znovu zpřístupněn box vlevo a tak dále. Toto střídání stran ve spojení s tím, že rypoši byly z domovského systému vyndávány náhodně, vedlo k tomu, že se rypoš nemohl nijak naučit nějaké pravidelně se opakující schéma, na které straně bude zrovna otevřeno. Pokud ale u jednoho rypoše došlo k tomu, že by měl zpřístupněn domácí box třikrát za sebou stále na stejné straně, muselo být pravidelné střídání „levá – pravá – levá – pravá“ narušeno.

Ypsilonové bludiště muselo být před každým testem vyčištěno pomocí 35% ethanolu a osušeno papírovými utěrkami. Pak bylo zapotřebí označit vůněmi jednotlivá ramena. K tomu byly použity dva ovocné džusy, mangový a ananasový. Vždy 1 ml džusu byl pomocí injekční stříkačky aplikován na neparfemované kosmetické vatové tampony. Takto připravený tampon byl umístěn na předem stanovené místo v rameni bludiště (viz Obr. 1). Tampon s džusem byl instalován do bludiště těsně před každým pokusem, aby intenzita vůně časem nevyprchala. Pak bylo nutné startovní box od bludiště oddělit plnou přepážkou a jeden vstup do domácího boxu znemožnit použitím perforované přepážky. Do takto připraveného bludiště mohl být vpuštěn testovaný jedinec.

Testy probíhaly od poloviny července do začátku září, konkrétně od 16. 7. 2021 do 9. 9. 2021. V tomto období bylo celkem provedeno 1612 testů. Jeden rypoš byl tedy v průměru testován téměř 36krát.

3.4 Průběh experimentu

Jedinec byl nejprve vyndán z domovského systému do vymytého plastového kbelíku, který obsahoval krátkou plastovou trubku a papírovou utěrku. Trubka sloužila pro manipulaci s jedincem v pokusu a také jako možnost úkrytu. Papírová utěrka sloužila jako podestýlka.

V kbelíku byl rypoš dle čipu, tetování a v některých případech podle dočasného značení (barva Raidex) identifikován a ihned přenesen do testovací místnosti. Zde bylo zapnuto nahrávání pokusu na kameru a jedinec byl přemístěn do startovního boxu. Po jedné minutě byla ze startovního boxu vyjmuta plná přepážka bránící vstupu do bludiště.

Test byl ukončen, jakmile rypoš dosáhl správného domácího boxu, odkud byl vyjmut a ihned přenesen do domovského systému. Pokud rypoš v bludišti nedošel do domácího boxu, test byl ukončen po osmi minutách (stalo se pouze třikrát).

Po celou dobu trvání pokusu byla v testovací místnosti přítomna jedna osoba, která dohlížela na průběh testu. Osoba experimentátora stála vždy na stejném místě a sledovala průběh experimentu na videu na mobilním telefonu.

3.5 Vyhodnocení experimentu

Volba ramene byla zaznamenána, když celé tělo zvířete bez ocasu bylo za rozhodovací oblastí. Kritériem úspěšného naučení bylo sedm správných voleb otevřeného ramene v posledních deseti po sobě jdoucích pokusech. Po dosažení tohoto kritéria postoupil jedinec do reverzního učení, kde bylo kritérium úspěšného přeučení stejné (Mazza et al. 2018).

Maximální počet pokusů k dosažení kritéria úspěšnosti bylo třicet testů, bez tzv. „zero trialů“. Pokud se zvíře nedokázalo v tomto limitu úkol naučit, testování bylo ukončeno a do reverzní fáze nevstoupilo. Maximální limit třiceti pokusů platil i v procesu reverzního učení.

3.6 Zpracování videozáznamu

Získaná videa byla následně zpracovávána v programu Solomon Coder (Péter, 2019). Tento program byl využit k měření latencí – jak dlouho trval vstup rypoše do bludiště, jak dlouho trvalo první rozhodnutí a v případě chybné volby bylo měřeno, jak dlouho trvala oprava. Vstup do bludiště byl měřen od okamžiku vyjmutí přepážky až do vstupu do ypsilonového bludiště, celé tělo bez ocasu muselo být vylezlé ze startovního boxu. Doba rozhodování byla měřena od chvíle, kdy se rypoší hlava dostala do rozhodovací oblasti, až do okamžiku zvolení prvního ramene, rypoš byl celým tělem v rameni ústícím do jednoho z domácích boxů. V případě chybné volby, tedy volby slepého ramene, následovalo měření od momentu volby prvního ramene až do okamžiku volby správného ramene vedoucího do domácího boxu.

3.7 Statistická analýza

Všechny statistické výpočty byly prováděny v softwaru R, verzi 4.0.3., konkrétně v jeho uživatelské platformě RStudios (R Core Team, 2021).

Hladina významnosti byla pro všechny testy stanovena na 0,05 ($\alpha \leq 0,05$).

Normalita dat byla testována pomocí Shapiro & Wilkova testu.

Zda má na počet pokusů a na latenci vstupu, rozhodnutí či opravy vliv pohlaví, tělesná hmotnost nebo příslušnost jedinců k rodině bylo zjišťováno pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM). Protože naměřená data neměla normální rozdělení, bylo pro vyhodnocení počtu pokusů potřebných k úspěšnému naučení využito binomické rozdělení dat, pro vyhodnocení latencí gamma rozložení.

Pro zhodnocení vzájemného vztahu byly latence vstupu, rozhodnutí a opravy s potřebnými počty pokusů při učení i přeučování analyzovány pomocí Spearmanovy korelace. Kvůli kontrole vícenásobného srovnání byla využita Holmova korekce (Holm, 1979).

4 Výsledky

Z celkového počtu 45 testovaných rypošů se úspěšně podařilo vytvořit asociaci „typ vůně – domácí box“ u 22 jedinců, tedy u 49 % rypošů. Těchto 22 naučených rypošů postoupilo do reverzní fáze, kde se jich podařilo úspěšně přeúčít pouze 9 rypošů, tedy 41 % přeučovaných a tudíž jen 20 % z původně testovaných zvířat. Zastoupení pohlaví naučených, přeučovaných a po kolika pokusech bylo dosaženo úspěšného naučení nebo přeučení je uvedeno v Tabulce II.

Tab. II: Shrnutí popisných výsledků.

	celkem	HS 1	HS 2	HS 9
testováno	45	8	13	24
testováno ♀	31	5	8	18
testováno ♂	14	3	5	6
testováno na M	23	4	7	12
testováno na A	22	4	6	12
naučeno	22	7	7	8
naučeno ♀	15	4	5	6
naučeno ♂	7	3	2	2
naučeno na M	12	4	4	4
naučeno na A	10	3	3	4
naučeno po ... trialu	10. - 23.	10. - 12.	10. - 23.	10. - 21.
naučeno průměrně po ... trialu	12,81	10,57	15,86	12,13
postup do reversalu	22	7	7	8
přeučeno	9	2	3	4
přeučeno ♀	5	0	2	3
přeučeno ♂	4	2	1	1
přeučeno z M → A	5	2	1	2
přeučeno z A → M	4	0	2	2
přeučeno po ... trialu	10. - 26.	12., 26.	10., 20., 25.	10. - 15.
přeučeno průměrně po ... trialu	15,88	19	18,33	12,5

Z nejmenší rodiny HS 1 se všichni jedinci až na jednu samici naučili vytvořit asociaci, úspěšnost naučení byla v této rodině nejvyšší: 88 %, učení probíhalo nejrychleji. Těchto sedm rypošů postoupilo do reverzního učení, kde se podařilo úspěšně přeúčít pouze dva samce, 29 % naučených. Přeučování probíhalo nejpomaleji. V této rodině byl jeden samec, kterému se podařilo dosáhnout vůbec nejvyššího skóre úspěšnosti v celém experimentu, a to devět správných voleb v deseti po sobě jdoucích pokusech v procesu asociálního učení. Avšak ani takto vysoká úspěšnost volby neznamenal, že daný jedinec bude úspěšný i v druhé fázi experimentu, v reverzním učení tomuto rypoši nestačilo třicet pokusů na to, aby se úkol přeúčil.

Ze středně velké rodiny HS 2 se naučilo do domácího boxu chodit sedm rypošů z celkových třinácti, tedy 54 % testovaných, učení jim šlo ve srovnání s rodinou HS 2 a HS 9 nejpomaleji. Ze sedmi rypošů byli úspěšně přeučeni pouze tři jedinci, tedy 43 % naučených, přeučování bylo oproti HS 9 pomalejší.

V největší rodině HS 9 bylo testováno 24 rypošů, pouze osmi rypošům, tedy 33 % testovaných, se podařilo učení dokončit, což je nejhorší výsledek ve srovnání s ostatními rodinami. Učení bylo oproti HS 1 pomalejší. Z osmi rypošů byli úspěšně přeučeni čtyři jedinci, 50 % z naučených.

Normalita dat byla testována pomocí Shapiro & Wilkova testu. Až na jedinou výjimku se rozložení dat průkazně lišilo od normálního. Výsledky testů pro jednotlivé proměnné jsou zaznamenány v Tabulce III.

Tab. III: Výsledek Shapiro & Wilkova testu normality dat, A v asociačním učení, R v reverzním učení.

	W	p
počet pokusů A	0,7218	<0,001
počet pokusů R	0,6984	<0,001
latence vstup A	0,9292	0,0088
latence rozhodnutí A	0,9173	0,0034
latence opravy A	0,8123	<0,001
latence vstup R	0,9708	0,7292
latence rozhodnutí R	0,8818	0,0131
latence rozhodnutí R	0,9044	0,0365
naučení A	0,6368	<0,001
přeučení R	0,6281	<0,001

Prostřednictvím zobecněných lineárních modelů bylo vyhodnocováno, zda na počet pokusů potřebných k úspěšnému asociačnímu a reverznímu učení a na latence vstupu do bludiště, rozhodování a opravy chyby měly vliv pohlaví testovaných zvířat, jejich tělesná hmotnost a příslušnost jedinců k rodině. Takto bylo provedeno osm modelů (Tab. IV viz Přílohy).

4.1 Výsledky GLM pro asociační učení

Co se týče asociačního učení, počet pokusů potřebných k jeho úspěšnému ukončení nebyl ovlivněn pohlavím (Estimate = -0,079; p = 0,914), ani tělesnou hmotností (Estimate = -0,049; p = 0,179). Rozdíly v počtu pokusů potřebných k naučení

mezi jednotlivými rodinami nebyly statisticky významné (porovnání HS 2 s HS 1: Estimate = - 2,214; $p = 0,085$; HS 9 s HS 1: Estimate = - 2,319; $p = 0,053$). Nicméně byl zde vidět obecný trend, jedincům z HS 1 stačilo k naučení méně pokusů než jedincům z obou zbývajících skupin.

Latence vstupu do bludiště v rámci série asociačního učení nebyla ovlivněna pohlavím (Estimate = 0,015; $p = 0,681$), tělesnou hmotností (Estimate = - 0,001; $p = - 0,536$), ani příslušností k rodině (porovnání s HS 2 s HS 1: Estimate = - 0,051; $p = 0,375$; porovnání HS 9 s HS 1: Estimate = - 0,042; $p = 0,443$).

Latence rozhodnutí v rozhodovací oblasti ypsilonového bludiště při asociačním učení nebyla ovlivněna pohlavím testovaného jedince (Estimate = 0,101; $p = 0,073$). Tělesná hmotnost ale měla vliv na dobu rozhodování, které rameno rypoš zvolí jako první (Estimate = - 0,005; $p = 0,050$). Lehčí rypoši potřebovali delší dobu v rozhodovací oblasti bludiště při učení oproti těžším. Rozdíly v době rozhodování mezi jednotlivými rodinami byly při asociačním učení signifikantní, rypoši z rodiny HS 2 (Estimate = 0,221; $p = 0,002$) i HS 9 (Estimate = 0,352; $p < 0,001$) potřebovali na provedení rozhodnutí více času než rypoši z HS 1.

U latence opravy chybně zvoleného ramene při asociačním učení nebyl prokázán rozdíl mezi pohlavími (Estimate = - 0,026; $p = 0,226$), ani vliv tělesné hmotnosti (Estimate = 0,001; $p = 0,253$). Rozdíl mezi rodinami v latenci opravy chybně zvoleného ramene při asociačním učení nebyl průkazný. Hladině průkaznosti $p \leq 0,05$ se přiblížilo pouze srovnání rodiny HS 2 s HS 1, kdy rypošům z HS 2 stačilo o trochu méně času na opravení provedené chyby než jedincům z HS 1 (Estimate = - 0,087; $p = 0,054$). Rozdíl mezi rodinou HS 9 a HS 1 nebyl prokázán (Estimate = - 0,068; $p = 0,141$).

4.2 Výsledky GLM pro reverzní učení

Počet pokusů potřebných k úspěšnému reverznímu učení nebyl ovlivněn pohlavím (Estimate = 0,946; $p = 0,378$), hmotností (Estimate = 0,065; $p = 0,285$), ani příslušností k rodině (porovnání HS 2 s HS 1: Estimate = 1,523; $p = 0,287$; porovnání HS 9 s HS 1: Estimate = 0,985; $p = 0,435$).

V latenci vstupu do ypsilonového bludiště v rámci reverzního učení nebyl mezi samci a samicemi rozdíl (Estimate = - 0,010; $p = 0,919$). Vliv neměla ani tělesná hmotnost (Estimate = - 0,001; $p = 0,845$) a příslušnost k rodině (porovnání HS 2 s HS 1: Estimate = 0,204; $p = 0,179$; porovnání HS 9 s HS 1: Estimate = - 0,073; $p = 0,473$).

V latenci rozhodnutí při reverzním učení nebyl patrný rozdíl mezi pohlavími (Estimate = 0,110; $p = 0,302$). Latence rozhodování byla ovlivněna tělesnou hmotností (Estimate = - 0,011; $p = 0,046$). Čím lehčí jedinci byli, tím delší dobu v rozhodovací oblasti bludiště při přeučování trávili. V latenci rozhodnutí se jednotlivé rodiny mezi sebou nelišily, až na mírný rozdíl mezi HS 9 a HS 1, který je ale za hranicí průkaznosti (Estimate = 0,214; $p = 0,064$), kdy by platilo, že rodině HS 9 trvalo rozhodování o trochu déle než rodině HS 1. Rozdíl mezi jedinci z HS 2 a HS 1 významný nebyl (Estimate = 0,119; $p = 0,400$).

U latence opravy chybně zvoleného ramene bludiště v sérii reverzního učení byl patrný signifikantní rozdíl mezi samci a samicemi (Estimate = - 0,077; $p = 0,034$), a to takový, že samcům trvala oprava chyby kratší dobu než samicím. Vliv hmotnosti rypoše na latenci opravy při přeučování nebyl průkazný (Estimate = 0,004; $p = 0,077$). Na příslušnosti k rodině v tomto případě nezáleželo (srovnání HS 2 s HS 1: Estimate = - 0,005; $p = 0,897$; srovnání HS 9 s HS 1: Estimate = - 0,049; $p = 0,298$).

Vztahy mezi jednotlivými latencemi (vstup do bludiště, rozhodnutí a oprava chyb) a počty pokusů potřebných k učení a přeučování byly zjištěny pomocí Spearmanova korelačního koeficientu v Tabulce V. Při korekci pro mnohonásobná porovnání (tzv. Holmova korekce) tyto výsledky signifikantní nejsou.

Jen pro zajímavost lze zmínit vyšší pozitivní korelační koeficient pro vztah mezi latencí rozhodování při asociačním učení a latencí rozhodování při reverzním učení ($\rho = 0,54$; $p = 0,01$; $p_{\text{Holm}} = 0,26$). Čím déle trvalo rozhodování při učení, tím déle trvalo rozhodování i při přeučování. Dále byl vyšší negativní korelační koeficient mezi latencí rozhodování při asociačním učení a latencí opravy chybně zvoleného ramene rovněž při asociačním učení. Tyto dvě latence spolu korelovaly negativně ($\rho = - 0,30$; $p = 0,05$; $p_{\text{Holm}} = 1,00$), čím déle trvalo rozhodování, tím kratší čas postačil k provedení případné opravy.

5 Diskuse

5.1 Celková úspěšnost učení

Jedním z cílů této práce bylo zhodnotit schopnost asociačního a reverzního učení u rypošů lysých. Asociačního učení se zúčastnilo 45 rypošů, tuto fázi zdárně dokončilo jen 49 % rypošů, ti postoupili do reverzního učení, kde se jich podařilo úspěšně přeúčit pouhých 9, tedy 20 % z celkového počtu testovaných zvířat. Takový výsledek je podstatně horší ve srovnání s výsledky ostatních studií. Mazza a kolektivu (2018) se za podobných podmínek podařilo v asociačním i reverzním učení úspěšně naučit i přeúčit všech 86 norníků rudých. I v experimentu Brushfield a kolektivu (2008) se podařilo v asociačním a reverzním testu úspěšně naučit i přeúčit všech 40 potkanů. V práci, kde testovali reverzní učení u morčat divokých, vyšlo, že z celkových 18 zúčastněných morčat se asociaci „tvar – potrava“ úspěšně naučilo 61 % morčat, v reverzním učení se podařilo přeúčit z celkového počtu testovaných 33 % zvířat (Guenther et al., 2014). Co se týče hlodavců, většinou je reverzní učení testováno na nadzemních druzích, s podzemními druhy lze rypoše lysé zatím porovnat pouze v sérii asociačního učení, kterému se věnovali Costanzo a kolektiv (2009). Všech 23 rypošů kapských i všech 34 rypošů damarských se naučilo v bludišti chodit za potravou. U psů se asociačního učení zúčastnilo 107 jedinců, 82 % z nich se asociaci naučilo, postoupilo do reverzního učení, kde bylo přeúčeno 44 % psů z celkového počtu testovaných (Piotti et al., 2018). U labradorských retrívrů se asociaci naučilo všech 16 psů, reverzní úkol dokončilo 94 % zvířat (Lazarowski et al., 2014). Takové učení je testováno i mimo třídu savců, u živorodek duhových byla úspěšnost asociačního učení 100 %, všech 28 rybiček se úkol naučilo. Do reverzních pokusů jich ale bylo vybráno jen 16, ty se pak všechny úspěšně podařilo přeúčit, a to hned několikrát (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014). V experimentu s pyskouny bylo asociační učení poměrně úspěšné, 91 % ryb v tomto úkolu obstálo, v reverzním učení úkol dokázalo vyřešit pouhých 9 pyskounů, tedy 28 % z celkového počtu testovaných ryb (Gingins et al., 2018).

Neúspěšné učení rypošů lysých v mé práci může být s největší pravděpodobností způsobeno nedostatečnou motivací. Díky sociálnímu způsobu života těchto hlodavců (Jarvis & Sale, 1971; Jarvis, 1981) byla v této práci zvolena motivace pachem domova, pachem ostatních členů rodiny v kombinaci s klidem, které ve srovnání s potravní motivací nejsou příliš často používány. Motivace pachem domova a klidem byla využita i v experimentu s norníky rudými, kde byla plně dostačující, neboť se podařilo úspěšně

naučit i přeučit všechna zvířata (Mazza et al., 2018). To ale může být také proto, že správné rameno bludiště ústilo přímo do domácí klece, zatímco rypošům byl zpřístupněn jen malý domácí box s použitou podestýlkou z domovského systému, celý domovský systém se zvířaty nemohl být na bludiště z organizačních důvodů napojen. Pouhá použitá podestýlka, zatmavený box a rychlé přenesení zpět domů byly zřejmě pro rypoše lysé slabou motivací pro učení. Doplňující potravní motivace by v dalších experimentech mohla úspěšnost zvýšit, její použití se v několika studiích velmi osvědčilo (Lazarowski et al., 2014; Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014).

Na celkový úspěch jedinců v úkolu má také vliv zvolené kritérium úspěšnosti. Čím je kritérium přísnější, tím nižší počet jedinců ho dosáhne. V případě mé práce tomu tak pravděpodobně nebylo, protože oproti ostatním studiím bylo kritérium 7 z 10 poměrně benevolentní. Často je využíváný poměr osmi správných voleb v deseti po sobě jdoucích pokusech (Guenther et al., 2014; Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014) nebo dokonce devět správných voleb v deseti pokusech (Brushfield et al., 2008; Hermer et al., 2018; Wright et al., 2018).

Neúspěch rypošů lysých v učení by bylo možné připsat i poměrně nízkému limitu 30 pokusů v rámci asociační nebo reverzní série. Je možné se setkat s učícími pokusy sestávající se z několika desítek, až stovek trialů (Gingins et al., 2018, Westbrook et al., 2018; Fuss & Witte, 2019). Limit 30 pokusů byl zvolen jednak z časově-organizačních důvodů, jednak na základě předchozích prací, kde byly provedeny experimenty i s menším maximálním limitem pro naučení (Piotti et al., 2018), například normíkům rudým stačilo na naučení v nejzazším případě 26 pokusů (Mazza et al., 2018).

Vliv na úspěšnost učení u rypošů lysých mohl mít i počet pokusů provedených za den. Rypoši se účastnili dvou testů za den, jedenkrát do týdne byli testováni jen jednou denně. To je málo oproti ostatním učícím experimentům, kde jsou zvířata testována čtyřikrát (Mazza et al., 2018) i dvanáctkrát za den (Brushfield et al., 2018). Rypoši byli ale takto testováni každý den, ostatní (Costanzo et al., 2009; Daniel & Schluessel, 2020) nechávali testovaným zvířatům dny volna. Možná by více pokusů za den pomohlo u rypoše upevnit vznikající asociaci a adekvátní pauza v podobě netestovacích dnů by jim poskytla potřebný odpočinek. Na druhou stranu by se pauzami zvýšilo riziko zapomínání.

Jelikož rypoši zrak je poměrně limitován, byly v tomto pokusu využity čichové podněty, stejně jako u Mazza a kolektivu (2018) nebo Matzel a kolektivu (2008). Byla využita mangová a ananasová vůně. Tato dvě ovoce byla zvolena z toho důvodu, aby vůně

byly pro rypoše neznámé a nemohli si je spojit s potravní odměnou. Nastává otázka, zda mango a ananas, jakožto nadzemní ovoce, byly pro rypoše, kteří se setkávají především s podzemními druhy zeleniny, dostatečně odlišné. Většina savců má k dispozici kromě klasického čichového orgánu i vomeronazální orgán, který je ve srovnání s ostatními řády savců u hlodavců vyvinut velmi dobře. Rypoš lysý je ale výjimkou, ve srovnání s myši nebo hraboši je u rypošů tento speciální orgán až desetkrát menší, a navíc se po narození už nikterak nevyvíjí (Smith et al., 2007). Nejspíše ani to rypošům nebránilo, aby mezi vůněmi rozlišovali, přeci jenom někteří se asociaci naučili i úspěšně přeúčili. Také bylo pozorováno při krmení v chovech, když dostanou mimo ostatní potravu kousek jablka a banánu, nadzemního ovoce, že nejprve kousky očichají a až pak si vyberou, což by mohl být důkaz rozlišování ovocných vůní. V další práci by bylo nicméně přínosné rozlišování pachových podnětů experimentálně ověřit.

Dále bylo v této studii prokázáno, že proces asociačního učení vyžadoval méně pokusů než reverzní učení, a to u všech třech testovaných rodin, průměrně bylo na naučení potřeba 12,8 trialů, na přeučení 15,9. Tento výsledek se ztotožňuje i se závěrem studie zabývající se reverzním učením u potkanů, kdy počáteční diskriminační učení proběhlo rychleji, tedy co se počtu pokusů potřebných k úspěšnému naučení týče, než učení reverzní (Brushfield et al., 2008). Taktéž u dalších druhů trvalo reverzní učení déle než to asociační, například u veverkek popelavých (Chow et al., 2015), ovcí (Hunter et al., 2015), živorodek duhových (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014) nebo u trnuch (Daniel & Schluessel, 2020). K opačnému výsledku u hlodavců došla pouze studie s norníky rudými (Mazza et al., 2018), kde počáteční asociační učení trvalo déle než reverzní učení, na naučení norníci potřebovali v průměru 17,1 pokusů, na přeučení 16,2. U octomilek obecných byl pozorován tento trend také, reverzní učení proběhlo rychleji než počáteční asociační (Foley et al., 2017).

To, že přeučování většinou vyžadovalo oproti asociační fázi více pokusů, značí, že reverzní učení je obtížnější úkol než počáteční učení. K reverznímu učení jsou zapotřebí složitější kognitivní schopnosti – větší pozornost a využití pracovní paměti, dále i zapojení složitějších procesů poznávání a jistá kognitivní flexibilita (Shettleworth, 2010).

Díky značné podobnosti metodických postupů této práce s prací Mazza a kolektivu (2018), kterou se tato práce částečně inspirovala, stojí za úsilí podrobnější porovnání těchto dvou studií. Kromě celkové úspěšnosti učení a počtu pokusů lze porovnat i jednotlivé latence vstupu, rozhodnutí a opravy. Rypoši lysí byli ve všech ohledech mnohem rychlejší než norníci rudí. To mohlo vést k tomu, že rypošům učení oproti norníkům příliš nešlo,

pomalejší zkoumání prostředí zřejmě přineslo norníkům výhodu. Jedním možným vysvětlením by mohl být fakt, že rypoši lysí mají v domovských systémech boxy propojené stejnými chodbami, jako byla ramena bludiště, na pohyb v nich byli zvyklí. Norníci byli ale ubytováni ve standardních boxech určených pro chov drobných hlodavců, součástí takových boxů chodby nejsou. I přesto, že norníci dostali šanci se s prostředím bludiště před testováním seznámit, samotný pohyb v bludišti mohl být pro ně až tak novou záležitostí, že to pokus ovlivnilo.

5.2 Vliv pohlaví na výsledky v učení

Co se týče počtu pokusů potřebných k úspěšnému asociačnímu a reverznímu učení, u rypošů lysých nebyl zaznamenán žádný významný rozdíl mezi samci a samicemi. Takový výsledek byl očekáván, nebyl důvod předpokládat rozdíly. Rypoši žijí pospolu v rodinách, kde se rozmnožuje jen hlavní pár (Brett, 1991; Lacey & Sherman, 1991). Ostatní jedinci v rodině se nerozmnožují, pečují o své sourozence i systém, který obývají. Péče není závislá na pohlaví ale na věku (Jarvis, 1981; Lacey & Sherman, 1991; Bourke, 2014). Kdyby vyšlo, že pohlaví mělo na učení a přeučování vliv a samicím šlo lépe, dalo by se toto zjištění vysvětlit tím, že samice bývají flexibilnější než samci, což může být důsledkem aktivity hormonů u samců (Guillamón et al. 1986; Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014), nebo tím, že samice lépe vnímají pachy, jak bylo dokázáno u laboratorních potkanů (Matzel et al., 2008). Kdyby vyšlo, že samcům šlo tvoření asociace i obraty lépe, daly by se tyto rozdíly přičíst lepšímu prostorovému vnímání (Matzel et al., 2008).

Výsledek této práce je v souladu s hypotézou i celkovým výsledkem práce Costanza a kolektivu (2009), kteří testovali prostorové učení a paměť u sociálního rypoše damarského. Ani u nich nebyl z důvodu sociality prokázán žádný obecný rozdíl v asociačním učení mezi samci a samicemi tohoto druhu.

Tentýž kolektiv (Costanzo et al., 2009) testoval prostorové učení i u soliterně žijícího rypoše kapského, ani u něj nebyly odhaleny rozdíly v učení mezi pohlavími, což bylo překvapivé, u tohoto druhu se rozdíly předpokládaly, samci by měli vykazovat lepší výsledky, jelikož v podzemí musí hloubit tunely, aby vyhledali potenciální partnerky. V tomto případě se podařilo nalézt rozdíly mezi pohlavími jen v konkrétních fázích učení, kdy se samice rypošů kapských dopustily více chyb v posledních trialech.

Žádné rozdíly mezi pohlavími v učení ani v přeučování nebyly patrné ani u laboratorních potkanů (Westbrook et al., 2018), ovcí (Hunter et al., 2015),

labradorských retrievrů (Lazarowski et al., 2014), sýkor horských (Branch et al., 2020) a ani u sýkor koňader (Hermer et al., 2018).

U norníků rudých nemělo pohlaví vliv ani na celkové asociační učení, ani na celkové reverzní učení. V reverzním učení byly patrné rozdíly mezi samci a samicemi jen v počtu chyb, kdy samci jich dělali více (Mazza et al., 2018). To značí, že samcům dělala potíže inhibice naučené asociace, a že samice byly více kognitivně flexibilní. Stejně tak tomu bylo i u živorodek (Lucon-Xiccato & Bisazza, 2014).

Jediný rozdíl mezi pohlavími u rypošů v této práci byl v určité fázi přeučování, GLM odhalily, že samcům v reverzním učení stačilo méně času na opravu chybně zvoleného ramene než samicím. Proč tomu tak bylo, není jasné.

5.3 Vliv tělesné hmotnosti na výsledky v učení

Tělesná hmotnost rypošů neměla vliv na celkový počet pokusů potřebných k asociačnímu nebo reverznímu učení, ovlivnila jen některé fáze, a to latenci rozhodnutí v asociační i v reverzní fázi učení, kdy platilo, že čím lehčí jedinec byl, tím delší dobu v rozhodovací oblasti bludiště strávil při učení i přeučování.

Vliv tělesné hmotnosti na výkon v učení není příliš zkoumán, většina prací se zabývá vlivem věku (Mazza et al., 2018; Westbrook et al., 2018). Ne u všech jedinců v této práci byl údaj o stáří dostupný, proto byla zvolena tělesná hmotnost, která má s věkem souvislost, těžší jedinci by měli být zpravidla starší, lehčí mladší (O'Connor et al., 2002).

U rypošů lysých je to ale složitější, jelikož tělesná hmotnost se zvířatům až na výjimky s pokročilejším věkem příliš nemění. Výjimkami jsou hlavní samci, kteří bývají podstatně lehčí (Jarvis et al., 1991), a hlavní samice, které naopak bývají nejtěžšími členy rodiny (O'Riain et al., 2000). Ti ale v této práci, až na rodinu HS 1, která se už delší dobu nemnožila, testováni nebyli. Lehčí také bývají už opravdu staří rypoši, kterým je kolem 26 a více let, pokles tělesné hmotnosti je u nich spojen normálním projevem stárnutí (Edrey et al., 2011). Tak moc staří jedinci taktéž nebyli testováni.

Při srovnání jednoletých s pěti, deseti a dvacetiletými rypoši lysými v jiné studii (O'Connor et al., 2002) byly prokázány významné rozdíly v tělesné hmotnosti mezi ročními a těmi staršími, kdy roční rypoši byli výrazně lehčí i přes to, že jsou považováni za dospělé a potenciálně množící se jedince (O'Riain & Jarvis, 1998). Ne u všech rypošů v této studii byl ale datum narození znám, mnohdy byl dostupný jen datum přivezení do chovů Jihočeské univerzity. K experimentům byli využiti jen ti jedinci, u kterých se vědělo, že jsou alespoň

1 rok staří nebo uplynul přibližně 1 rok od přivezení do chovů. Pokusů se tedy zúčastnili dospělí rypoši, ti lehčí z nich byli mladší. Tudíž kde v testech vyšlo, že jedincům s menší tělesnou hmotností šly některé z aktivit lépe nebo hůře, lze říci, že tito jedinci byli ti mladší, tito rypoši strávili více času v rozhodovací oblasti ypsilonového bludiště v rámci asociačního i reverzního učení než těžší, starší rypoši.

S věkem je u rypošů lysých spojena úloha v rodině, kdy mladší jedinci se starají o údržbu systému a starší rypoši obstarávají kopání nových chodeb a brání systém v případě napadení (Lacey & Sherman, 1991). U obou věkových kategorií jsou tedy vyžadovány obdobné požadavky na učení a paměť komplexity systému, není důvod předpokládat v tomto ohledu významné rozdíly spjaté s věkem.

Stejně jako v mé práci, věk neměl vliv na celkové asociační ani reverzní učení u osmnáctitýdenních a čtyřicetitýdenních ovcí (Hunter et al., 2015). Tak tomu bylo i u sýkor koňader (Hermer et al., 2018) nebo dravce čimanga šedonohého (Guido et al., 2017).

U laboratorních potkanů (Matzel et al., 2008) byly prokázány rozdíly spojené s věkem, jak v olfaktorickém diskriminačním úkolu, tak v T-bludišti byli mladší jedinci (2,5 měsíce staří) úspěšnější, dělali méně chyb než starší (18,5 měsíce). Další studie zabývající se laboratorními potkany prokázala, že mladším zvířatům (šestiměsíční) postačovalo v reverzním učení méně pokusů k dosažení kritéria úspěšnosti než starším potkanům (24měsíční) (Brushfield et al., 2008). I Westbrook a kolektiv (2018) studovali potkany. Vyšlo, že dospívající si osvojili reverzní úkol rychleji než dospělí jedinci téhož druhu. U norníků rudých (Mazza et al., 2018) byly také patrné rozdíly mezi mladými a starými zvířaty. Starší hlodavci se učili pomaleji, i vstup do bludiště jim zabral více času než mladším norníkům. I výkon mladších kočkodanů (Kumpan et al., 2020) a mladších psů (Piotti et al., 2018) byl lepší než u starších jedinců.

Pokud byli mladší, tedy lehčí jedinci v učení lepší, mohlo by to být vysvětleno tím, že jsou aktivnější, flexibilnější, jejich nervová soustava je ještě poněkud plastická, i kapacita paměti je u těchto jedinců větší oproti starším zvířatům (Curlik et al., 2014; Mazza et al., 2018). U starších jedinců bývá horší výkon v učení připisován postupné degeneraci smyslového vnímání, především čichu, ale nemusí to být nutně pravidlem (Matzel et al., 2008). Starší bývají těžší, v důsledku vyšší hmotnosti mohou být méně aktivní (Mazza et al., 2018). Pokud je překročena mez zdravé váhy, obezita se může projevit i na funkci nervové soustavy, což může vést ke zhoršeným kognitivním schopnostem (Cheke et al., 2016). Starší

jedinci se také vyhýbají riskantním situacím, proto mohou v experimentech působit zdrženlivě (Wax, 1977).

Poněkud méně častým výsledkem studií zabývajících se vlivem věku na učení je závěr, že starší jedinci si v tomto úkolu vedou lépe než mladší. Tak tomu bylo i v experimentu Tello-Ramos a kolektivu (2018), kde roční sýkory horské vyžadovaly v první fázi učení více pokusů, dělaly více chyb, takový výsledek ale nebyl významný, signifikantní rozdíl mezi ročními a dospělými sýkorami byl patrný až v reverzním učení, které dospělí jedinci zvládli podstatně lépe. Na lepší výkon starších sýkor měly významný vliv zkušenosti, které postupem času získaly.

5.4 Vliv příbuznosti na výsledky v učení

Příslušnost k rodině neovlivnila celkový počet pokusů potřebných k úspěšnému asociačnímu nebo reverznímu učení. Průkazné rozdíly mezi skupinami byly zaznamenány jen v latenci rozhodování v rámci asociačního učení, kdy rodinám HS 2 a HS 9 trvalo rozhodování déle než jedincům z rodiny HS 1 a zároveň rodině HS 9 trvalo rozhodování déle než HS 2.

Výsledek této práce je obtížné porovnat s ostatními pracemi, obzvláště se studii na hlodavcích. V experimentech týkajících se učení se badatelé zaměřují především na vliv pohlaví nebo věku, a proto si pro testování vybírají většinou jedince z jednoho vrhu laboratorních druhů zvířat, která vykazují značnou genetickou homogenitu, aby právě nepříbuznost neovlivnila výsledek pokusu (Brushfield et al., 2008; Matzel et al., 2008).

Rozdíly mezi skupinami v reverzním učení byly prokázány u včel medonosných, kde jedinci, kteří aktivním průzkumem shánějí potravu, dosahovali v reverzním úkolu lepšího výkonu než ti, kteří jen spoléhají na předávku informace o potravě (Carr-Markell & Robinson, 2014). Rozdíly mezi jednotlivci tak mohou být ekologickým důsledkem. Tak tomu bylo i ve dvou studiích s koňadrami. Tello-Ramos s kolektivem (2018) dokázali rozdíly v asociačním i reverzním učení mezi sýkorami horskými z dvou odlišných nadmořských výšek. Sýkory z vyšších nadmořských výšek vykazovaly lepší výkon v rámci počátečního asociačního učení ve srovnání se sýkorami téhož druhu, které obývají nižší nadmořské výšky. Sýkory z nižších stanovišť překonaly ty z vyšších nadmořských výšek v reverzním učení. Vysvětlení tohoto rozdílu spočívá v potravním chování, sýkory z vyšších nadmořských výšek, kde je potravních zdrojů méně, si potravu schovávají a musí si pamatovat její polohu, proto byly v asociačním učení lepší než sýkory z nižších

nadmořských výšek, které si z důvodu větší nabídky nemusí schovávat zásoby, tudíž si toho nemusejí tolik pamatovat. Mají ale více možností, z čeho vybírat, mezi těmito možnostmi musí přepínat, proto jim šlo reverzní učení lépe. Se sýkorami horskými ze dvou různých nadmořských výšek testovali i Branch a kolektiv (2020), kteří dospěli k podobnému závěru, v prvotní fázi učení neměla nadmořská výška vliv, v reverzní fázi už ano, stejně jako u výše zmíněné práce si sýkory z nižších nadmořských výšek s obráceným úkolem poradily lépe.

Foley a kolektiv (2017) testoval reverzní učení u šesti genotypů octomilky obecné. Byla prokázána významná genetická variabilita mezi jednotlivými genotypy, tudíž individuální rozdíly mohou mít i genetický základ. To bylo prokázáno i u labradorských retrievrů, kdy byly reverznímu učení podrobeny dva odlišné fenotypy – labradoři s béžovou a černou srstí. Rozdíly mezi jednotlivými fenotypy byly prokázány během předtréninkové fáze, kdy černosrstí retrievři potřebovali na splnění úkolu až dvakrát více pokusů než jejich světlorstří příbuzní. Béžová forma tohoto psiho plemene může mít oproti černé formě určité předpoklady pro učení (Lazarowski et al., 2014).

5.5 Korelace latencí

Posledním bodem této práce bylo zjistit, zda mezi počty pokusů k naučení a přeučení a mezi jednotlivými latencemi byl prokazatelný vztah. Ukázal se možný vztah mezi latencemi rozhodování – čím déle trvalo rozhodování při asociačním učení, tím déle trvalo rozhodování při reverzním učení. To by mohlo souviset s osobností, tedy s určitou stabilitou behaviorálních projevů. Aktivní a odvážní jedinci se v bludištích pohybují rychleji na úkor přesnosti, plaší jedinci vykazují rozvážnější chování a podrobnější zkoumání okolního prostředí (Guenther et al., 2014; Mazza et al., 2018) – tak tomu mohlo být i u rypošů a rozhodování, plaší se déle rozhodovali v obou fázích učení. Studie, která by existenci osobnostních typů u rypošů lysých potvrdila, ale zatím není dostupná.

Druhý vztah byl mezi latencí rozhodování a opravou, čím déle se rypoš rozhodoval v rozhodovací oblasti při asociačním učení, tím kratší doba postačila na opravení chyby taktéž v asociačním učení. Tento výsledek se zdá být logický, pokud rypoš strávil v rozhodovací oblasti delší dobu, měl více času na rozlišení podnětů. Pokud i přes podrobnější analýzu prostředí zvolil poprvé chybné rameno, při opravě se nemusel zdržovat znovu zkoumáním možností, šel rychle a takzvaně najisto správně. Často se ale stávalo, že rypoš vlezl do ramene celým tělem, učinil tedy volbu, ale uvědomil si, že zvolil špatně

ještě předtím, než došel k vchodu do zavřeného domácího boxu. I takové včas uvědomělé opravy jsou v této statistice zahrnuty.

5.6 Preference stran

Kromě očekávaných výsledků bylo možné pozorovat, že rypoši lysí mají tendenci k preferenci stran. Tento výsledek byl pouze odpozorován, nebyl statisticky počítán, jelikož to nebylo cílem této práce. Často rypoši upřednostňovali buď pravé nebo levé rameno bludiště bez ohledu na to, jestli vedlo do domácího boxu nebo ne. A to i přesto, že strana otevřeného ramene bludiště byla střídána, aby testované zvíře bylo vystaveno oběma stranám rovnoměrně a ještě tak, aby se testovaný nenaučil pravidelné schéma střídání stran. Častější byla během asociačního učení preference levé strany (u 56 % jedinců), pravou stranu upřednostňovalo 20 % zvířat, 24 % rypošů bylo bez preference. V reverzním učení už tento jev nebyl patrný. Ještě zajímavějším faktem je, že preference strany nebyla při porovnání asociačního a reverzního učení u týchž jedinců ve většině případů zachována.

Nejrozumnější vysvětlení by souviselo se „zero trialem“, kdy by rypoš upřednostňoval stranu, kde bylo rameno během tohoto šestiminutového testu volně průchozí do domácího boxu. Ani to se nepotvrdilo. Vysvětlit tuto zvláštnost by mohla skutečnost, že někteří rypoši byli praváci nebo leváci, to by ale preferovaná strana byla zachována i v reverzním učení, čemuž tak také nebylo. Co se týče stran, zvíře se nemusí rozhodovat podle poskytovaných podnětů a signálů, může se řídit i podle světových stran, které vnímá a jednu z nějakého důvodu preferuje. Na tento vliv je potřeba brát zřetel hlavně u jedinců, u kterých byla prokázána například magnetorecepce – tak tomu bylo kromě rypoše anselova i u rypošů lysých (Malewski et al., 2018). V takovém případě by mohlo být vhodné manipulovat s magnetickým polem, například pomocí Hemholzovy cívky (Oliveriusova et al., 2012).

Preference stran během učení byla prokázána i v jiných studiích, například u trnuch skvrnitých (Daniel & Schluessel, 2020), dokonce i u psů (Milgram et al., 1994). U laboratorních potkanů tomu bylo obdobně jako v této práci, jen s tím rozdílem, že většina z nich v T-bludišti tíhla k pravé straně (Andrade et al., 2001). Z metodického hlediska je tedy důležité k této možné preferenci pravé a levé strany přihlížet při plánování dalších experimentů.

6 Závěr

Cílem této práce bylo zhodnotit schopnost asociačního a reverzního učení u rypošů lysých. To bylo u těchto afrických hlodavců zkoumáno vůbec poprvé. Úspěšnost učení i přeučování u rypošů nebyla ve srovnání s jinými pracemi (Brushfield et al., 2008; Lazarowski et al., 2014) příliš vysoká i přes to, že podobný experimentální design byl u jiného druhu hlodavců úspěšný (Mazza et al., 2018). V dalších pokusech by stálo za to u rypošů zvýšit motivaci například potravou, která by testovaným zvířatům byla před pokusem odepřena, testovat zvířata vícekrát za den, nebo zvolit jiný typ signalizace správného ramene bludiště.

Součástí vyhodnocení bylo i zaměření se na faktory ovlivňující tyto typy učení, konkrétně na pohlaví, tělesnou hmotnost a příslušnost testovaného jedince k rodině. Každý z těchto faktorů nějakou fází učení nebo přeučování ovlivnil, na celkový výkon v pokusu ale tyto faktory zásadní vliv neměly. Možná učení ovlivnily i jiné faktory, které by stály za to blíže prozkoumat, jako například osobnost, motivaci nebo kapacitu paměti.

Zajímavé by jistě bylo podrobit tato zvířata i jiným testům učení. Bylo by možné využít různá testovací bludiště a arény, otestovat více rozdílných motivací, nebo vyzkoušet kromě pachových podnětů i podněty metrické nebo hmatové; výsledky jednotlivých testů by bylo zajímavé porovnat. U pospolu žijících rypošů lysých (Jarvis & Sale, 1971) by se nabízelo vyzkoušet, zda jsou schopni sociálního učení. Vždyť studium kognitivních schopností jedince je poměrně atraktivním tématem se širokou škálou možností, stačí si jen vybrat.

7 Seznam použité literatury

- Alexová, Š. (2013). Analýza stylů učení a jejich možné využití při výuce odborných předmětů na střední škole. *Doctoral dissertation, Masarykova univerzita, Pedagogická fakulta.*
- Andrade, C., Alwarshetty, M., Sudha, S., & Suresh Chandra, J. (2001). Effect of innate direction bias on T-maze learning in rats: implications for research. *Journal of Neuroscience Methods, 110*(1-2), 31–35.
- Barkley, C. L., & Jacobs, L. F. (2007). Sex and species differences in spatial memory in food-storing kangaroo rats. *Animal Behaviour, 73*(2), 321–329.
- Bird, C. D., & Emery, N. J. (2009). Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 106*(25), 10370–10375.
- Bond, A. B., Kamil, A. C., & Balda, R. P. (2007). Serial reversal learning and the evolution of behavioral flexibility in three species of North American corvids (*Gymnorhinus cyanocephalus, Nucifraga columbiana, Aphelocoma californica*). *Journal of Comparative Psychology, 121*(4), 372–379.
- Bourke, A. F. G. (2014). Hamilton's rule and the causes of social evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 369*(1642), 20130362–20130362.
- 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.
- Branch, C. L., Sonnenberg, B. R., Pitera, A. M., Benedict, L. M., Kozlovsky, D. Y., Bridge, E. S., & Pravosudov, V. V. (2020). Testing the greater male variability phenomenon: male mountain chickadees exhibit larger variation in reversal learning performance compared with females. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 287*(1931), 20200895.
- Brett, R. A. 1991. 5. The ecology of naked mole-rat colonies: burrowing, food, and limiting factors. In: *The Biology of the Naked Mole-Rat* (Ed. by P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis & R. D. Alexander), pp. 137–184. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Brown, V. J., & Tait, D. S. (2014). Behavioral Flexibility: Attentional Shifting, Rule Switching, and Response Reversal. *Encyclopedia of Psychopharmacology*: 209–213.

Brushfield, A. M., Luu, T. T., Callahan, B. D., & Gilbert, P. E. (2008). A comparison of discrimination and reversal learning for olfactory and visual stimuli in aged rats. *Behavioral Neuroscience*, *122*(1), 54–62.

Buffenstein, R. (2005). The Naked Mole-Rat: A New Long-Living Model for Human Aging Research. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *60*(11), 1369–1377.

Buffenstein, R., & Yahav, S. (1991). Is the naked mole-rat *Hererocephalus glaber* an endothermic yet poikilothermic mammal? *Journal of Thermal Biology*, *16*(4), 227–232.

Carr-Markell, M. K., & Robinson, G. E. (2014). Comparing Reversal-Learning Abilities, Sucrose Responsiveness, and Foraging Experience Between Scout and Non-Scout Honey bee (*Apis mellifera*) Foragers. *Journal of Insect Behavior*, *27*(6), 736–752.

Cheke, L. G., Simons, J. S., & Clayton, N.S. (2016) Higher Body Mass Index is Associated with Episodic Memory Deficits in Young Adults. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *69*(11):2305-2316.

Chow, P. K. Y., Leaver, L. A., Wang, M., & Lea, S. E. G. (2015). Serial reversal learning in gray squirrels: Learning efficiency as a function of learning and change of tactics. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, *41*(4), 343–353.

Clarke, F. M. & Faulkes, C. G. (1997). Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* *264*(1384), 993–1000.

Claudio, E. P., Rodriguez-Cruz, Y., Arslan, O. C., Giray, T., Rivera, J. L. A., Kence, M., Wells, H., & Abramson, C. I. (2018). Appetitive reversal learning differences of two honey bee subspecies with different foraging behaviors. *PeerJ*, *6*, e5918.

Costanzo, M. S., Bennett, N. C., & Lutermann, H. (2009). Spatial learning and memory in African mole-rats: The role of sociality and sex. *Physiology & Behavior*, *96*(1), 128–134.

- Curlik, D. M., DiFeo, G., & Shors, T. J. (2014). Preparing for adulthood: thousands upon thousands of new cells are born in the hippocampus during puberty, and most survive with effortful learning. *Frontiers in Neuroscience*, 8, 70.
- Daniel, M. M. M., & Schluessel, V. (2020). Serial reversal learning in freshwater stingrays (*Potamotrygon motoro*). *Animal Cognition*, 23(1), 109-119.
- Davis, M., Falls, W. A., Campeau, S., & Kim, M. (1993). Fear-potentiated startle: A neural and pharmacological analysis. *Behavioural Brain Research*, 58(1-2), 175–198.
- 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.
- Delaney, M. A., Nagy, L., Kinsel, M. J., & Treuting, P. M. (2013). Spontaneous Histologic Lesions of the Adult Naked Mole Rat (*Heterocephalus glaber*). *Veterinary Pathology*, 50(4), 607–621.
- Dukas, R. (2004). Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 347–374.
- Dukas, R. (2013). Effects of learning on evolution: robustness, innovation and speciation. *Animal Behaviour*, 85(5), 1023–1030.
- Edrey, Y. H., Hanes, M., Pinto, M., Mele, J., & Buffenstein, R. (2011). Successful Aging and Sustained Good Health in the Naked Mole Rat: A Long-Lived Mammalian Model for Biogerontology and Biomedical Research. *ILAR Journal*, 52(1), 41–53.
- Faulkes, C. G., & Bennett, N. C. (2013). Plasticity and constraints on social evolution in African mole-rats: ultimate and proximate factors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120347–20120347.
- Foley, B. R., Marjoram, P., & Nuzhdin, S. V. (2017). Basic reversal-learning capacity in flies suggests rudiments of complex cognition. *PLOS ONE*, 12(8), e0181749.
- Fritz, M. F. (1930). Long time training of white rats on antagonistic visual habits. *Journal of Comparative Psychology*, 11(2), 171–184.
- Fuss, T., & Witte, K. (2019). Sex differences in color discrimination and serial reversal learning in mollies and guppies. *Current Zoology*, 65(3), 323–332.
- Galea, L. A., Kavaliers, M., & Ossenkopp, K. P. (1996). Sexually dimorphic spatial learning in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* and deer mice *Peromyscus maniculatus*. *J Exp Biol* 1 January; 199 (1): 195–200.

Gershman, S. J., & Niv, Y. (2012). Exploring a latent cause theory of classical conditioning. *Learning & behavior*, *40*(3), 255-268.

Gingins, S., Marcadier, F., Wismer, S., Krattinger, O., Quattrini, F., Bshary, R., & Binning, S. A. (2018). The performance of cleaner wrasse, *Labroides dimidiatus*, in a reversal learning task varies across experimental paradigms. *PeerJ*, *6*, e4745.

Guenther, A., Brust, V., Dersen, M., & Trillmich, F. (2014). Learning and personality types are related in cavies (*Cavia aperea*). *Journal of Comparative Psychology*, *128*(1), 74–81.

Guido, J. M., Biondi, L. M., Vasallo, A. I., & Muzio, R. N. (2017). Neophobia is negatively related to reversal learning ability in females of a generalist bird of prey, the Chimango Caracara, *Milvago chimango*. *Animal Cognition*, *20*(4), 591–602.

Guillamón, A., Valencia, A., Calés, J., & Segovia, S. (1986). Effects of early postnatal gonadal steroids on the successive conditional discrimination reversal learning in the rat. *Physiology & Behavior*, *38*(6), 845–849.

Hetling, J. R., Baig-Silva, M. S., Comer, C. M., Pardue, M. T., Samaan, D. Y., Qtaishat, N. M., Pepperberg, D. R., & Park, T. J. (2005). Features of visual function in the naked mole-rat *Heterocephalus glaber*. *Journal of Comparative Physiology A*, *191*(4), 317–330.

Hermer, E., Cauchoix, M., Chaine, A. S., & Morand-Ferron, J. (2018). Elevation-related difference in serial reversal learning ability in a nonscatter hoarding passerine. *Behavioral Ecology*, *29*(4), 840–847.

Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, *6*: 65-70.

Hunter, D. S., Hazel, S. J., Kind, K. L., Liu, H., Marini, D., Owens, J. A., Pitcher, J. B., & Gatford, K. L. (2015). Do I turn left or right? Effects of sex, age, experience and exit route on maze test performance in sheep. *Physiology & Behavior*, *139*, 244–253.

Izquierdo, A., & Jentsch, J. D. (2012). Reversal learning as a measure of impulsive and compulsive behavior in addictions. *Psychopharmacology*, *219*(2), 607–620.

Jager, A., Dam, S. A., Van Der Mierden, S., Oomen, C. A., Arias-Vasquez, A., Buitelaar, J. K., Kozicz, T., & Glennon, J. C. (2020). Modulation of cognitive flexibility by

reward and punishment in BALB/cJ and BALB/cByJ mice. *Behavioural Brain Research* 378, 112294.

Jarvis J. U. M., & Sale J. B. (1971). Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *J Zool Lond* 163:451–479.

Jarvis, J. (1981). Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science*, 212(4494), 571–573.

Jarvis, J. U. M. (1985). Ecological studies on *Heterocephalus glaber*, the naked mole-rat. Kenya. *National Geographic Society Research Reports*, 20, 429-437.

Jarvis, J. U. M., O’Riain, M. J. & McDaid, E. (1991). Growth and factors affecting body size in naked mole-rats. In *The Biology of the Naked Mole-Rat* (eds P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis and R. D. Alexander), pp. 358–383. Princeton University Press, Princeton.

Jarvis, J. U. M., O’Riain, M. J., Bennett, N. C., & Sherman, P. W. (1994). Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(2), 47–51.

Kumpan, L. T., Smeltzer, E. A., & Teichroeb, J. A. (2020). Animal cognition in the field: performance of wild vervet monkeys (*Chlorocebus pygerythrus*) on a reversal learning task. *Animal Cognition*, 23(3), 523-534.

Lacey, E. A., & Sherman, P. W. (1991). Social organization of the naked mole-rat: evidence for divisions of labour. In *The biology of the naked mole-rat* (eds. P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander), pp 274-336. Princeton University Press.

Langbein, J. (2012). Investigations on training, recall and reversal learning of a Y-maze by dwarf goats (*Capra hircus*): The impact of lateralisation. *Behavioural Processes*, 89(3), 304–310.

Larson, J., & Park, T. J. (2009). Extreme hypoxia tolerance of naked mole-rat brain. *NeuroReport*, 20(18), 1634–1637.

Laschober, M., Mundry, R., Huber, L., & Schwing, R. (2021). Kea (*Nestor notabilis*) show flexibility and individuality in within-session reversal learning tasks. *Animal cognition*, 24(6), 1339–1351.

Lazarowski, L., Foster, M. L., Gruen, M. E., Sherman, B. L., Case, B. C., Fish, R. E., Milgram, N. W., & Dorman, D. C. (2014). Acquisition of a visual discrimination and reversal learning task by Labrador retrievers. *Animal Cognition*, 17(3), 787–792.

Liang, S., Mele, J., Wu, Y., Buffenstein, R., & Hornsby, P. J. (2010). Resistance to experimental tumorigenesis in cells of a long-lived mammal, the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *Aging Cell*, *9*(4), 626–635.

Lorenz, K. Z. (1937). The companion in the birds world. *The Auk*, *54*, 245–273.

Lovegrove, B. G., & Wissel, C. (1988). Sociality in molerats—metabolic scaling and the role of risk sensitivity. *Oecologia* 1988; *74*:600–6.

Lucon-Xiccato, T., & Bisazza, A. (2014). Discrimination reversal learning reveals greater female behavioural flexibility in guppies. *Biology Letters*, *10*(6), 20140206–20140206.

Lucon-Xiccato, T., & Bisazza, A. (2017). Sex differences in spatial abilities and cognitive flexibility in the guppy. *Animal Behaviour*, *123*, 53–60.

Mackintosh, N. J., & Mackintosh, J. (1964). Performance of Octopus over a series of reversals of a simultaneous discrimination. *Animal Behaviour*, *12*(2-3), 321–324.

Malewski, S., Malkemper, E. P., Sedláček, F., Šumbera, R., Caspar, K. R., Burda, H., & Begall, S. (2018). Attracted by a magnet: Exploration behaviour of rodents in the presence of magnetic objects. *Behavioural Processes*, *151*, 11–15.

Manrique, H. M., & Call, J. (2015). Age-dependent cognitive inflexibility in great apes. *Animal Behaviour*, *102*, 1–6.

Matzel, L. D., Grossman, H., Light, K., Townsend, D., & Kolata, S. (2008). Age-related declines in general cognitive abilities of Balb/C mice are associated with disparities in working memory, body weight, and general activity. *Learning & Memory*, *15*(10), 733–746.

Mazza, V., Eccard, J. A., Zaccaroni, M., Jacob, J., & Dammhahn, M. (2018). The fast and the flexible: cognitive style drives individual variation in cognition in a small mammal. *Animal Behaviour*, *137*, 119–132.

Milgram, N. W., Head, E., Weiner, E., & Thomas, E. (1994). Cognitive functions and aging in the dog: Acquisition of nonspatial visual tasks. *Behavioral Neuroscience*, *108*(1), 57–68.

Miller, N. E. (1957). Experiments on Motivation: Studies Combining Psychological, Physiological, and Pharmacological Techniques. *Science*, *126*(3286), 1271-1278.

Milton, K. (1981). Distribution Patterns of Tropical Plant Foods as an Evolutionary Stimulus to Primate Mental Development. *American Anthropologist*, 83(3), 534–548.

O'Connor, T. P., Lee, A., Jarvis, J. U., & Buffenstein, R. (2002). Prolonged longevity in naked mole-rats: age-related changes in metabolism, body composition and gastrointestinal function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 133(3), 835–842.

O'Hara, M., Huber, L., & Gajdon, G. K. (2015). The advantage of objects over images in discrimination and reversal learning by kea, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*, 101, 51–60.

O'Riain, M. J., & Jarvis, J. U. M. (1998). The dynamics of growth in naked mole-rats: the effects of litter order and changes in social structure. *Journal of Zoology*, 246(1), 49-60.

O'Riain, M. J., Jarvis, J. U. M., Alexander, R., Buffenstein, R., & Peeters, C. (2000). Morphological castes in a vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(24), 13194–13197.

Oliveriusova, L., Nemeč, P., Kralova, Z., & Sedlacek, F. (2012). Magnetic compass orientation in two strictly subterranean rodents: learned or species-specific innate directional preference? *Journal of Experimental Biology*, 215(20), 3649–3654.

Patterson, B. D., & Upham, N. S. (2014). A newly recognized family from the Horn of Africa, the Heterocephalidae (Rodentia: Ctenohystrica). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172(4), 942–963.

Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned reflexes (G. V. Anrep, Trans)*. London, UK: Oxford University Press. In Gershman, S. J., & Niv, Y. (2012). Exploring a latent cause theory of classical conditioning. *Learning & behavior*, 40(3), 255-268.

Péter, A. (2019). Solomon Coder - A simple and free solution for behavior coding, version: beta 19.08.02. *Milano*. <https://solomon.andraspeter.com/>

Piotti, P., Szabó, D., Bognár, Z., Egerer, A., Hulsbosch, P., Carson, R. S., & Kubinyi, E. (2018). Effect of age on discrimination learning, reversal learning, and cognitive bias in family dogs. *Learning & behavior*, 46(4), 537-553.

R Core Team (2021) R: Regulatory Compliance and Validation Issues. *Vienna, R Foundation for Statistical Computing*. <https://www.R-project.org/>

Rodrigues, D., Goodner, B. W., & Weiss, M. R. (2010). Reversal Learning and Risk-Averse Foraging Behavior in the Monarch Butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ethology*, *116*(3), 270–280.

Saldmann, F., Viltard, M., Leroy, C., & Friedlander, G. (2019). The Naked Mole Rat: A Unique Example of Positive Oxidative Stress. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, *2019*, 1–7.

Sayol, F., Maspons, J., Lapiedra, O., Iwaniuk, A. N., Székely, T., & Sol, D. (2016). Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nature Communications*, *7*, 13971.

Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, Evolution, and Behavior*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, p. 3–4, 26–28, 77–85, 98–103, 140–145, 179–190, 296–297.

Skinner, B.F. (1938). Chapter II: Scope and method. In *The behavior of organisms: an experimental analysis*. Oxford, England: Appleton-Century. pp. 44–60.

Smith, T. D., Bhatnagar, K. P., Dennis, J. C., Morrison, E. E., & Park, T. J. (2007). Growth-deficient vomeronasal organs in the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *Brain research*, *1132*, 78–83.

Starck, D. (1957). Beobachtungen an *Heterocephalus glaber* Rüppell 1842. *Mammalian Biology, früher Zeitschrift für Säugetierkunde*, *22*, 50–56.

Tello-Ramos, M. C., Branch, C. L., Pitera, A. M., Kozlovsky, D. Y., Bridge, E. S., & Pravosudov, V. V. (2018). Memory in wild mountain chickadees from different elevations: comparing first-year birds with older survivors. *Animal Behaviour*, *137*, 149–160.

Thompson, R. F., & Spencer, W. A. (1966). Habituation: A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychological Review*, *73*(1), 16–43.

Urison, N. T., & Buffenstein, R. B. (1995). Metabolic and Body Temperature Changes during Pregnancy and Lactation in the Naked Mole Rat (*Heterocephalus glaber*). *Physiological Zoology*, *68*(3), 402–420.

Wax, T. M. (1977). Effects of Age, Strain, and Illumination Intensity on Activity and Self-Selection of Light-Dark Schedules in Mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *91*(1), 51–62.

Weisenberger, M. E., Krausman, P. R., Wallace, M. C., De Young, D. W., & Maughan, O. E. (1996). Effects of simulated jet aircraft noise on heart rate and behavior of desert ungulates. *The Journal of Wildlife Management* 60(1):52–61.

Westbrook, S. R., Hankosky, E. R., Dwyer, M. R., & Gulley, J. M. (2018). Age and sex differences in behavioral flexibility, sensitivity to reward value, and risky decision-making. *Behavioral neuroscience*, 132(2), 75–87.

Wright, S. L., Martin, G. M., Thorpe, C. M., Haley, K., & Skinner, D. M. (2019). Distance and direction, but not light cues, support response reversal learning. *Learning & Behavior*, 47:38–46.

Zemlemerova, E. D., Kostin, D. S., Lebedev, V. S., Martynov, A. A., Gromov, A. R., Alexandrov, D. Y., & Lavrenchenko, L. A. (2020). Genetic diversity of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 00:1–18.

Zentall, T. R. (2003). Imitation by Animals: How Do They Do It? *Current Directions in Psychological Science*, 12(3):91-95.

Zerbolio, D. J. (1981). Discriminated avoidance learning and reversal by goldfish in a shuttlebox using a linear presentation procedure. *Animal Learning & Behavior*, 9 (3), 346-356.

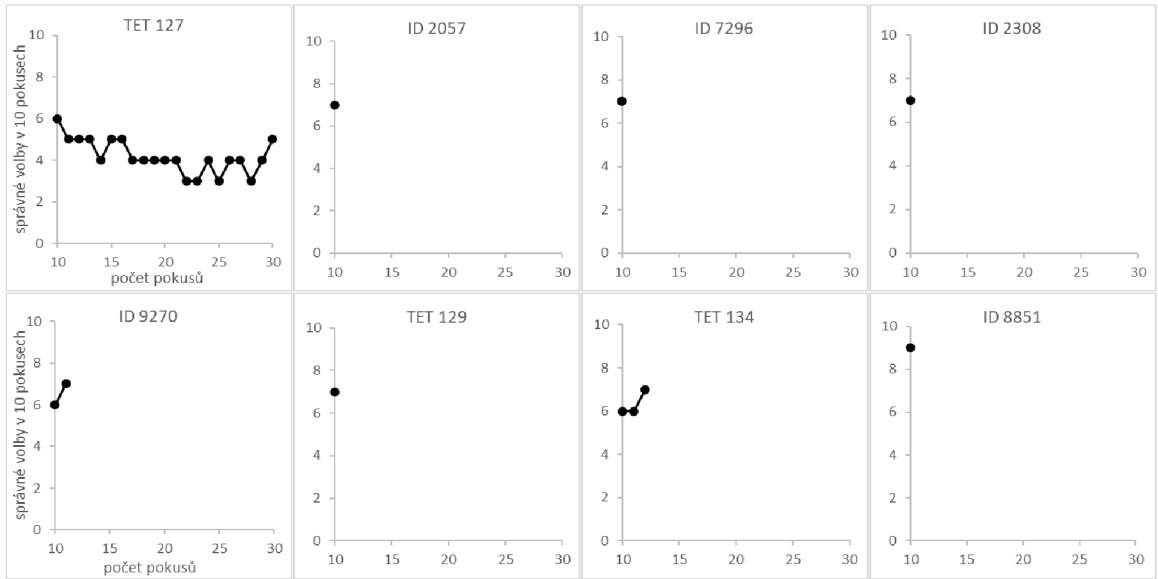
8 Přílohy

Tab. IV: Kompletní výsledky GLM, A v asociačním učení, R v reverzním učení.

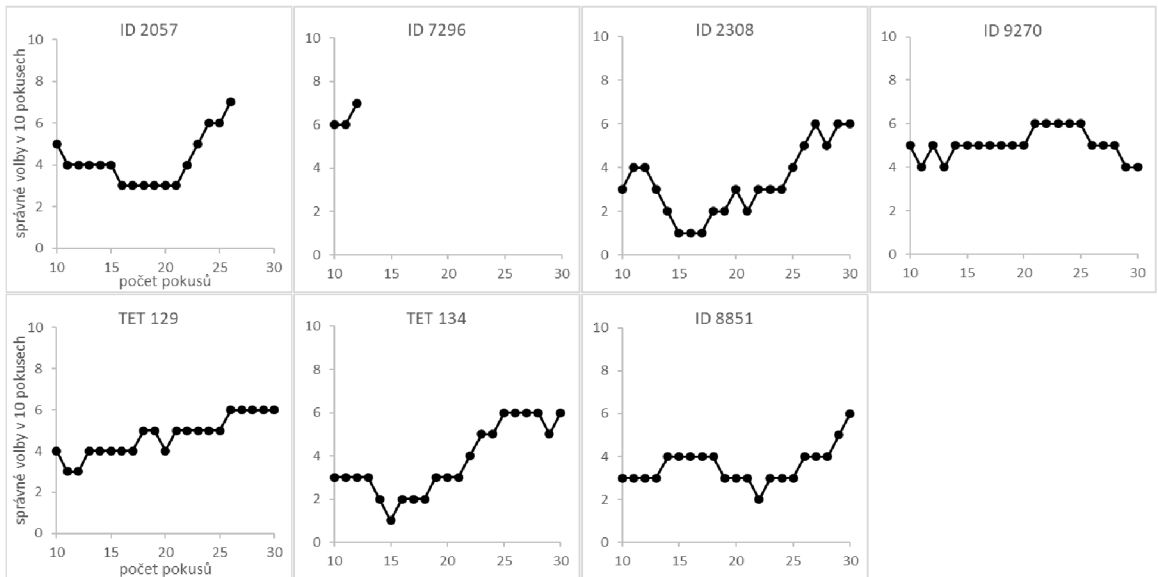
		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
počet pokusů naučení A	(Intercept)	3,756	1,786	2,102	0,036
	hmotnost	-0,049	0,036	-1,345	0,179
	pohlaví ♂	-0,079	0,734	-0,108	0,914
	HS 2	-2,214	1,286	-1,722	0,085
	HS 9	-2,319	1,197	-1,937	0,053
počet pokusů přeučení R	(Intercept)	-3,792	2,505	-1,514	0,130
	hmotnost	0,065	0,061	1,069	0,285
	pohlaví ♂	0,946	1,073	0,882	0,378
	HS 2	1,523	1,431	1,064	0,287
	HS 9	0,985	1,262	0,781	0,435
		Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
latence vstup A	(Intercept)	0,319	0,078	4,089	<0,001
	hmotnost	-0,001	0,002	-0,623	0,536
	pohlaví ♂	0,015	0,037	0,414	0,681
	HS 2	-0,051	0,057	-0,897	0,375
	HS 9	-0,042	0,055	-0,776	0,443
latence ozhodnutí A	(Intercept)	0,482	0,097	4,990	<0,001
	hmotnost	-0,005	0,002	-2,025	0,050
	pohlaví ♂	0,101	0,055	1,841	0,073
	HS 2	0,221	0,066	3,345	0,002
	HS 9	0,352	0,058	6,048	<0,001
latence oprava A	(Intercept)	0,137	0,057	2,399	0,021
	hmotnost	0,001	0,001	1,159	0,253
	pohlaví ♂	-0,026	0,021	-1,229	0,226
	HS 2	-0,087	0,044	-1,987	0,054
	HS 9	-0,068	0,045	-1,501	0,141
latence vstup R	(Intercept)	0,428	0,182	2,354	0,031
	hmotnost	-0,001	0,005	-0,198	0,845
	pohlaví ♂	-0,010	0,099	-0,103	0,919
	HS 2	0,204	0,146	1,401	0,179
	HS 9	-0,073	0,100	-0,735	0,473
latence rozhodnutí R	(Intercept)	0,864	0,216	3,993	0,001
	hmotnost	-0,011	0,005	-2,149	0,046
	pohlaví ♂	0,110	0,104	1,064	0,302
	HS 2	0,119	0,138	0,863	0,400
	HS 9	0,214	0,108	1,984	0,064
latence oprava R	(Intercept)	0,069	0,064	1,088	0,292
	hmotnost	0,004	0,002	1,884	0,077
	pohlaví ♂	-0,077	0,033	-2,312	0,034
	HS 2	-0,005	0,039	-0,131	0,897
	HS 9	-0,049	0,046	-1,074	0,298

Tab. V: Výsledky Spearmanovy korelace – nad šedou diagonálou p hodnoty s Holmovou korekcí (p_{Holm}), pod diagonálou p hodnoty bez Holmovy korekce (p).

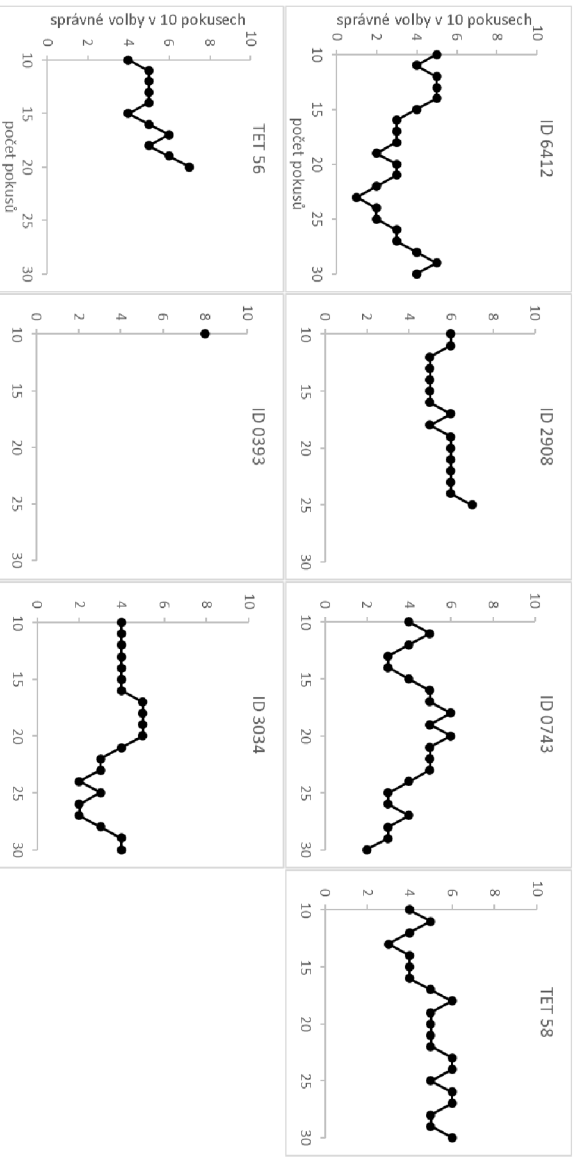
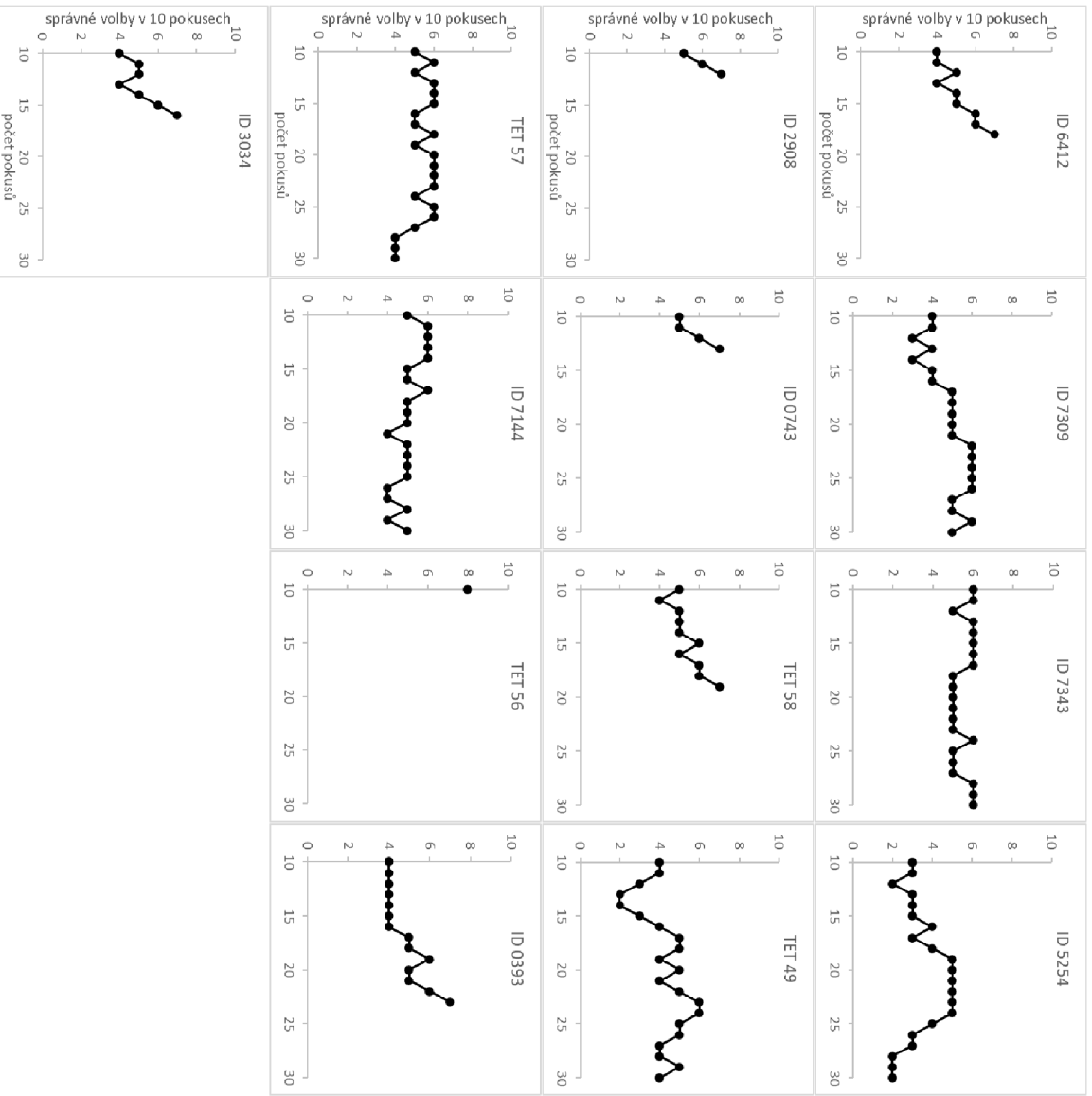
	počet pokusů A		latence vstup A		latence rozhodnutí A		latence oprava A		počet pokusů R		latence vstup R		latence rozhodnutí R		latence oprava R	
	ρ	p	ρ	p	ρ	p	ρ	p	ρ	p	ρ	p	ρ	p	ρ	p
počet pokusů A	1,00	0,00	0,11	1,00	-0,17	1,00	-0,13	1,00	0,01	1,00	-0,37	1,00	0,00	1,00	0,03	1,00
latence vstup A	0,11	0,47	1,00	0,00	-0,70	1,00	0,12	1,00	-0,41	1,00	0,28	1,00	0,08	1,00	0,22	1,00
latence rozhodnutí A	-0,17	0,25	-0,07	0,65	1,00	0,00	-0,30	1,00	0,11	1,00	-0,11	1,00	0,54	0,26	0,00	1,00
latence oprava A	-0,13	0,40	0,12	0,43	-0,30	0,05	1,00	0,00	-0,12	1,00	-0,15	1,00	-0,03	1,00	0,32	1,00
počet pokusů R	0,01	0,96	-0,41	0,06	0,11	0,61	-0,12	0,59	1,00	0,00	0,02	1,00	0,02	1,00	-0,06	1,00
latence vstup R	-0,37	0,09	0,28	0,21	-0,11	0,61	-0,15	0,51	0,02	0,93	1,00	0,00	-0,12	1,00	0,06	1,00
latence rozhodnutí R	0,00	0,98	0,08	0,72	0,54	0,01	-0,03	0,88	0,02	0,94	-0,12	0,61	1,00	0,00	0,00	1,00
latence oprava R	0,03	0,88	0,22	0,32	0,00	0,99	0,32	0,15	-0,06	0,81	0,06	0,79	0,00	0,99	1,00	0,00

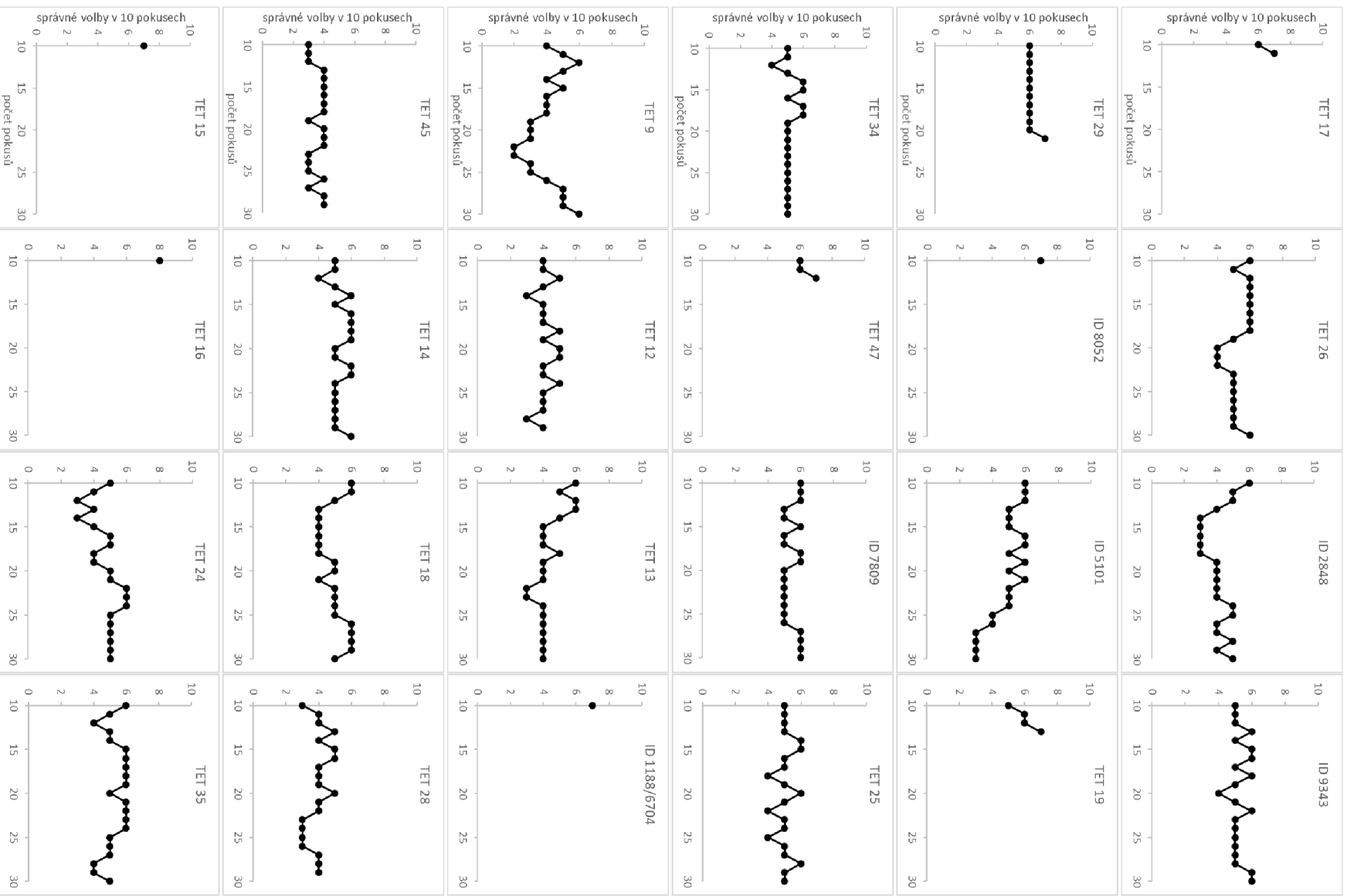


Obr. 2: Asociační učení u rodiny HS 1.

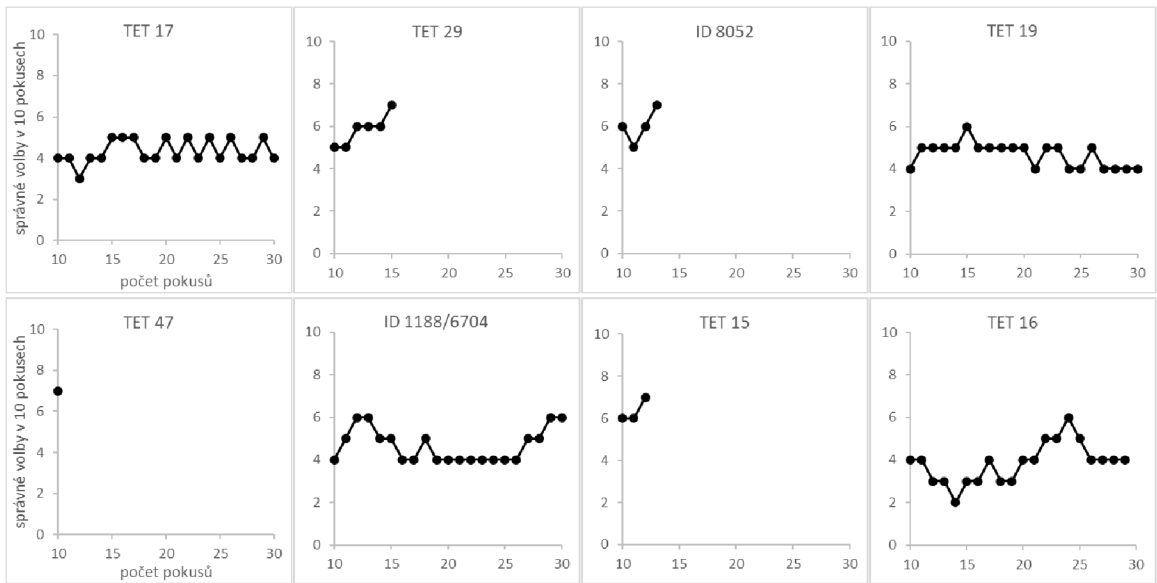


Obr. 3: Reverzní učení u rodiny HS 1.





Obř. 6: Asociáční učení u rodiny HS 9.



Obr. 7: Reverzní učení u rodiny HS 9.