

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Biologie**  
**Katedra Zoologie**



**Iveta Janská**

**Abstraktní úlohy u ptáků - prostorový vs neprostorový typ úlohy**  
**Abstract tasks in birds - spatial vs non-spatial tasks**

**Bakalářská práce**

Školitelka: Mgr. Eva Landová, Ph.D.

Konzultantka: RNDr. et PhDr. Tereza Nekovářová, Ph.D.

Praha, 2012

**Prohlášení:**

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

V Praze, 25. 8. 2012

Podpis

### **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat především mé školitelce Mgr. Evě Landové, Ph.D. za její velkou podporu, trpělivost, ochotu a přínosné rady při tvorbě této bakalářské práce. Dále své konzultantce RNDr. et PhDr. Tereze Nekovářové, Ph.D. za její připomínky a rady, svým spolužákům Davidu Nácarovi, Michalu Gálíkovi a Monice Voňavkové za sdílení vědeckých článků, a též své rodině, partnerovi a přátelům za jejich podporu a lásku.

**Abstrakt:**

Práce porovnává abstraktní úlohy prostorového typu (radiální bludiště a jeho analogy, vnímání geometrie prostoru) s abstraktními úlohami neprostorového typu (tvorba konceptu, kategorizace, transitive inference) u ptáků. Protože každá z úloh má svoji specifickou metodiku, jsou porovnány podle typu metodiky v jednotlivých tématických skupinách, které jsou dále mezi sebou diskutovány. Práce je dále doplněna o teorie srovnávající kognitivní schopnosti ptáků se schopnostmi člověka jako je koncept seberozpoznávání (self-recognition), epizodická paměť (episodic-like memory) a koncept „theory of mind“.

**Klíčová slova:** ptáci, abstrakce, prostorová kognice, kategorizace, transitive inference, seberozpoznávání, epizodická paměť, „theory of mind“.

**Abstract:**

The aim of this thesis is to compare spatial cognitive tasks (radial maze and analogs, geometry and features) and non-spatial abstract cognitive task (concept formation and categorization, transitive inference) in birds. Because each of tasks have different testing methods they are compared according to method types in separate thematic groups, which are discussed each other. The extension of this thesis on theories derived from human psychology such as self-recognition, episodic-like memory, and theory of mind.

**Keywords:** birds, abstraction, spatial cognition, categorization, transitive inference, self-recognition, episodic-like memory, theory of mind.

## Obsah

|  |    |
|--|----|
| 1. Úvod .....  | 1  |
| 1.1 Abstrakce .....  | 1  |
| 1.2 Kognice.....   | 1  |
| 1.3 Metody a jejich různorodost .....  | 2  |
| 2. Prostorové úlohy.....   | 3  |
| 2.1 Neurální substrát pro prostorovou orientaci .....                          | 5  |
| 2.2 Prostorové kognitivní testy .....  | 6  |
| 2.2.1 Radiální bludiště a jeho analogy.....                                    | 6  |
| 2.2.2 Geometrie prostoru .....   | 12 |
| 2.2.3 Složitější kognitivní úlohy.....   | 18 |
| 3. Neprostorové úlohy .....  | 19 |
| 3.1 Tvorba konceptu a kategorizace .....                                       | 20 |
| 3.2 Transitivní inferenze.....   | 21 |
| 4. Teorie srovnávající kognitivní schopnosti ptáků se schopnostmi člověka..... | 27 |
| 4.1 Koncept seberozpoznávání (self-recognition).....                           | 27 |
| 4.2 Epizodická paměť (episodic-like memory) .....                              | 30 |
| 4.3 Koncept „theory of mind“ .....   | 31 |
| 5. Diskuze a závěr.....  | 33 |
| 6. Literatura .....  | 35 |

## 1. Úvod

### 1.1 Abstrakce

Abstrakce je duševní aktivita směřující k oproštění vědomých obsahů od nepodstatných asociací (Sharp, 2005). Je to vlastně logický myšlenkový proces odhlízející od určitých znaků, vlastností a vztahů daného předmětu, zatímco jiné naopak vyčleňuje jako podstatné (Plháková, 2004). Za abstraktní úlohy považují úlohy vyžadující k jejich řešení představivost a logické uvažování, přičemž nemusí vždy vyžadovat přímou manipulaci s konkrétními objekty. Pro lidi je typické mentální cestování v čase a prostoru. Pamatují si svou minulost týkající se jich samotných a dokáží plánovat budoucnost. Lidé chápají prostor kolem sebe jako místo, kde právě něco existuje a kde tedy může probíhat nějaký děj. Je otázkou, zda zvířata tyto abstraktní kapacity pro mentální cestování mají nebo jestli svět vidí jinak. Hypotézy o uchycení v čase a prostoru naznačují, že u zvířat je častější „životní styl tady-a-ted“. Macphail (1987) argumentuje tím, že všichni obratlovci se učí stejným způsobem. Jednou z možností je, že se kapacita abstrakce liší mezi člověkem a jinými druhy podobně jako se liší mezi druhy navzájem. Při testování zvířat ve srovnávacích úlohách můžeme občas narazit na podobnosti mezi zvířaty a člověkem. Příkladem jsou sojky (Clayton a Dickens, 1998), které jsou schopny epizodické paměti, zatímco u potkanů se to zatím neprokázalo. S tím souvisí pokusy s druhy ptáků, kteří si ukládají potravu jako jsou krkavcovití a sýkorky.

### 1.2 Kognice

Logické uvažování obecně zahrnuje dva typy usuzování – dedukci a indukci (Plháková, 2004). Indukce spočívá v odvozování obecného pravidla z jednotlivých případů (kategorizace, generalizace – viz.kap). Při dedukci je možné z obecných zákonitostí odvodit jednotlivé prvky (např. transitivní inference – viz.kap). Je to opačný proces než při kategorizaci, kde si zvířata zvolí pravidlo, které jim pomůže zobecnit zákonitosti mezi jednotlivými prvky soustavy.

Logické uvažování je podmnožinou tzv. poznávacích neboli kognitivních funkcí. Kognice je obecně vnímána jako souhrn operací a pochodů, jejichž prostřednictvím si objekt uvědomuje a poznává svět kolem sebe i sebe samého. Popisuje způsob, jakým zvířata získávají, zpracovávají a pracují s informacemi o prostředí (Shettleworth, 1998). Je to také schopnost se v dané situaci rozhodnout a reagovat. Zahrnuje poznávací funkce, procesy a stavy (pozornost, paměť, učení, odvozování, rozhodování, plánování, abstrakce,

generalizace, konkretizace, metauvažování). Gallistel (1989) popisuje kognici u zvířat jako reprezentaci prostoru, času a množství.

Míra kognitivních schopností zvířete je posuzována podle obtížnosti úrovně úlohy, kterou zvíře logicky vyřeší. Základním předpokladem pro testování zvířat je motivace k učení.

Způsoby učení jsou definovány většinou vzhledem k použité metodice (klasické podmiňování; trial- and error-learning; operantní podmiňování) a takto metodicky zpracovávané úlohy vychází z hypotézy o **kvantitativní povaze inteligence** (*general process view*) (Bolhuis, 2001) a behavioristické tradice. Učení, paměť a rozhodování ovlivňuje řadu úloh vycházejících z **adaptivní povahy inteligence** (*ecological process view*) (Shettleworth, 1998) spojené se specifickým chováním jako je foodstoring (Shettleworth, 1990), vlnedobrá vrána a používání nástrojů – Taylor a Hunt 2007). Někdy se inteligence a schopnosti zvířat posuzují podle počtu inovací (Lefebvre et al., 2004; Reader, 2003).

Dalším způsobem, jak jsou konstruovány kognitivní úlohy, jsou testy „**antropomorfní**“, vycházející z lidské psychologie jako např. object permanence, episodic-like memory, self recognition, theory of mind (review Emery, 2006). Antropomorfní přístup bývá v přírodních vědách často překážkou. Vyhnout se mu je u tohoto typu úloh téměř nemožné, avšak je žádoucí správně interpretovat dosažené kvalitativní rozdíly vzhledem k ekologii zkoumaných zvířat. Jde o to, proč některá zvířata dosahují v určitých úlohách podobných výkonů jako člověk (často se zlepšujících v průběhu ontogeneze), jaké selekční tlaky je k těmto výkonům dovedly apod. Jedná se o podobnost čistě náhodnou nebo žijí podobným způsobem života či řeší stejné otázky jako my? Příkladem je epizodická paměť u člověka popsána jako typicky lidská schopnost pracující se vzpomínkami, které se váží k osobním prožitkům (Tulving 1972). U zvířat byl popsán podobný fenomén episodic-like memory např. u sociálních krkavcovitých (Clayton a Dickinson, 1998). Sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*) měli při pokusu schované oříšky a rychle se kazící červy. Po krátké době od schování potravy odkrývaly červy jako první. Po delší době, kdy se červi začínali kazit, sojky dávaly přednost oříškům. Pamatují si tedy, kdy, kde a jaký druh potravy ukrývaly, a co se s tou potravou stane, pokud ji nesnědí včas.

Tato práce se soustředí zejména na složitější typy kognitivních úloh s různou mírou abstrakce u ptáků, které jsou rozlišeny na úlohy prostorového a neprostorového typu. Prostorové úlohy nám umožňují odhalit vnímání prostoru a vztahů mezi objekty. Zatímco

úlohy neprostorového typu kladou důraz na způsob vnímání kauzálních a hierarchických vztahů mezi objekty a jejich vlastnostmi. Do této práce tedy nebudu zahrnovat percepce, „problem solving task“, učení vzhledem, visual processing, vocal learning apod. Sociální učení bude zařazeno pouze ve vztahu k jiným kognitivním procesům (food storing, theory of mind apod.).

### 1.3 Metody a jejich různorodost

Metodiky v prostorových a neprostorových úlohách se různí. V kognitivních úlohách u ptáků se většinou setkáváme s využitím schopnosti operantního podmiňování, které umožňuje rychlé pochopení a zafixování si správného postupu řešení úlohy (Štorchová et al., 2010). Obvykle jsou ptáci potravně motivováni. Pro úlohy v laboratorních podmínkách obecně platí dva základní typy testování. Prvním jsou úlohy v arénách, kdy se zvíře pohybuje ve vymezeném prostoru. Je tak napodobena přírodní situace pro rozhodování, kam zvíře půjde. Chůze je při řešení úloh další energetickou zátěží. Motivace je pak dvojího charakteru zároveň – potravní a motivace získat co nejvíce při co nejmenší námaze. Druhým typem jsou úlohy, kde je použito zařízení k promítání úlohy v 2D rozměru. Příkladem je Skinnerův box, který je v poslední době kombinovaný s dotekovým monitorem pro snadnější manipulaci a zaznamenávání odpovědí. Zvíře je za každou správnou odpověď odměněno oblíbenou potravou. Výhodu zde mohou představovat menší nároky na pohyb. Krmítka jsou umístěna v blízkosti řešené úlohy. V případě správné odpovědi je odměny dosaženo rychleji, a tím i dochází k vyššímu počtu odpovědí a tedy k snadnějšímu posilování správné reakce na zobrazený stimul.

## 2. Prostorové úlohy

Prostorové kognitivní úlohy vychází jak z tradice ecological process view např. prostorové úlohy různé složitosti založené na schopnosti ptáků ukládat si potravu (foodstoring) (review Shettleworth, 1990), tak i z tradice general process view, jako jsou víceramenná bludiště (review Lipp et al., 2001; Colombo et al., 2001; Bond et al., 1981; Roberts a Veldhuizen, 1985). V prostorových úlohách je zpravidla úkolem najít skrytý cíl ve vymezeném prostoru. Schopnost orientace v prostředí se liší typem použitých ukazatelů i svou intenzitou v rámci druhů. Navíc byla nalezena a široce studována klíčová struktura v mozku související s prostorovou orientací – hippocampus (O'Keefe a Nadal, 1978). Prostorové úlohy pro ptáky se liší zvolenou metodikou testování (satelitní sledování volně se pohybujících zvířat (Able and Able, 1996) vs použití bludišť (Roberts a van

Veldhuizen, 1985) či dotykové obrazovky (Legge et al., 2009) podle typu zkoumané navigace.

Navigaci ptáků v prostoru můžeme obecně rozdělit podle jejího měřítka na geografickou a topografickou (Stuchlík 2003, podobně orientace na velké a malé škále viz Bingman, 2002). Geografická orientace se využívá při letu na velké vzdálenosti. U holubů do této kategorie také spadá návrat ze vzdáleného neznámého místa vypuštění – např. homing (Bingman et al., 1999). Při geografické navigaci se uplatňuje celá řada navigačních mechanismů – magnetický (Wiltschko, 2011; Němec et al., 2005), sluneční (Budzynski, 2000), stelární kompas (Able and Able, 1996), navigace podle význačných bodů v terénu (Lipp et al., 2001; Holland, 2003), podle pachového gradientu (Guilford et al., 1998 apod.). Tyto mechanismy se však mohou v různé míře uplatňovat i na malé škále – při topografické navigaci.

Většina prostorových kognitivních úloh využívá schopností topografické navigace, neboť se odehrává na menším měřítku v laboratorních (polopřirodních) podmínkách. Tento typ navigace slouží k běžným činnostem v relativně malém vymezeném prostoru (nalezení skrýše, shánění potravy, hrám apod.). Při topografické navigaci se většinou zkoumá podrobněji, o jaký typ navigace jde (idiothetická, allothetická, allocentrická, egocentrická, viz níže – Jeffery, 2003).

**Vnitřní (idiothetická, „self-motion cues“)** – orientace nezávislá na značkách okolního prostředí; informace potřebné k idiothetické navigaci vznikají pouze pohybem zvířete; skládá se ze dvou podtypů inerciální a substrátové orientace. Zdrojem informací inerciální idiotheze je vestibulární orgán registrující změny rychlosti pohybu a polohy těla. Substrátová idiotheze oproti tomu zpracovává informace ze svalových, šlachových a kloubních receptorů a informuje subjekt o jeho vlastním pohybu vzhledem k substrátu (zemi, vodě). Tyto údaje jsou neustále porovnávány s pamětí o předešlé trase (Stuchlík 2003). Nároky na abstrakci prostředí i vlastního pohybu jsou tak větší než u ostatních typů.

**Vnější (allothetická, geografická)** – orientace závislá na značkách prostředí; informace o umístění cíle jsou získávány pochopením vzájemných prostorových vztahů mezi značkami (body či stimuly) v jeho blízkém i vzdálenějším okolí (Mittelstaedt, 1980). Mohou to být například stimuly pachové, stelární, světelné, zvukové či vizuální. Směr pohybu je pak určován jejich intenzitou nebo vzdáleností (Bingman, 2002).

**Allocentrická** – zvíře vnímá vztahy mezi objekty v prostoru nezávisle na své vlastní pozici (Pizzamiglio, 1998); používá se při tvorbě mapy daného prostředí (O'Keefe a Nadel, 1978); vyžaduje tedy abstrakci více než orientace allothetická.

**Egocentrická** – zvíře využívá vnějších značek pouze ve vztahu ke své vlastní pozici; ztráta specifického orientačního bodu v prostředí je fatální a navigace potom není možná (Klatzky, 1998). Je ze všech typů nejjednodušší a tedy nejméně náročná na abstrakci.

Zvířata obvykle využívají více typů navigace např. alothetická a idiothetická navigace (O'Keefe a Burgess, 1996). Pro ptáky je typická navigace alothetická, tj. orientace na základě vnějších orientačních značek (Kelly, Spetch, 1998). I při orientaci topografické (na malé škále) čili orientaci v malém prostoru rozlišujeme vodítka lokální a globální.

Lokální vodítka obsahují informaci o umístění cíle mezi objekty, které ho bezprostředně obklopují. Globální vodítka se týkají pozice celé skupiny objektů, včetně cíle, vůči hranicím prostoru, ve kterém se nacházejí. U holubů byla prokázána v úloze na dotykovém monitoru preference globálních vodítek při vertikálním a diagonálním zobrazení stimulu, zatímco při horizontálním zobrazení si vybrali lokální vodítka (Legge et al., 2004). Někdy je orientačním vodítkem tvar prostoru, ve kterém se zvíře nachází (Cheng a Newcombe, 2005). Některé značky se při orientaci stávají méně významnými (potlačení stimulu tzv. „overshadowing“) a jiné naopak zvyšují úspěšnost v nalezení cíle (posílení stimulu tzv. „potentiation“ – Spetch, 1995).

## **2.1 Neurální substrát pro prostorovou orientaci**

Jednou z nejdůležitějších oblastí mozku kontrolující orientaci v prostoru u ptáků je hippocampus, podobně jako u savců a v poslední době se uvažuje i o velké míře funkční homologie (review Jarvis et al., 2005). Při odstranění této struktury dochází ke zhoršení výsledků v prostorových úlohách, jako je například radiální bludiště (Colombo et al., 2001). Bingman a jeho kolegové (1988) se zabývali vlivem poškození hippocampu na schopnost prostorové orientace u poštovních holubů. Léze hippocampu u dospělých jedinců vypuštěných z neznámého místa neměla vliv na jejich výběr správného směru při letu k domovu. Mladí ptáci s poškozeným hippocampem však měli s určením správného směru problémy. Bingman to vysvětluje tím, že si mladí ptáci neměli možnost vytvořit navigační mapu, představu o uspořádání okolního prostoru, založenou na olfaktorických signálech a informacích získaných prostřednictvím geomagnetického a slunečního

kompasu. Holubům s lézemi vypuštěnými v blízkosti domova také trval návrat déle, než kontrolním jedincům a jejich let měl méně přímou trajektorii (Bingman et al., 1984).

Některé hippocampální neurony, tzv. „place cells“ (místní buňky) jsou aktivní v momentě, kdy se zvíře nachází v konkrétním místě – prostoru. Původně byly sledovány na potkanech (O’Keefe a Nadel, 1978). Hough and Bingman (2004) sledovali aktivitu neuronů v hippocampu holubů (pomocí implantovaných elektrod), hledajících místa, kde byla v otevřené aréně ukrytá potrava. Podle frekvencí, se kterými byly neurony aktivní, byli schopni rozdělit „place cells“ na několik typů. Tzv. „location cells“ byly aktivní, pokud se pták nacházel v úzce vymezeném místě arény, obvykle v blízkosti hledaného cíle. Naopak tzv. „path cells“ se nejčastěji aktivovaly, pokud se holub pohyboval směrem k dalšímu cíli. Poslední kategorie buněk, tzv. „arena-off cells“, vykazovala nejvyšší aktivitu těsně před vypuštěním zvířete do arény. „Place cells“ hrají důležitou roli při vytváření tzv. kognitivní mapy, konceptu navrženého Tolmanem (1948). Je to vnitřní reprezentace prostředí, která zahrnuje prostorové vztahy mezi objekty a umožňuje plánování vlastního pohybu. (Gallistel, 1990). Vytváří se během exploraace prostředí. Mohou se na ní podílet jak allothetické, tak idiothetické mechanismy.

V hippocampu dochází též k funkční lateralizaci. Při vytváření navigační mapy má pravděpodobně zásadní úlohu levá polovina hippocampu, zatímco při navigaci na malé škále využívající orientační značky jsou aktivní obě poloviny hippocampu zároveň (Gagliardo et al., 2001b). Rozdíl je také v rozmístění jednotlivých typů „place cells“. „Path cells“ jsou pouze v levé polovině hippocampu a „location cells“ se nacházejí v obou jeho polovinách (Hough and Bingman, 2008).

Neurální podklad pro prostorovou orientaci u ptáků a jeho specifika jsou poměrně dobře známa, ovšem samotná schopnost prostorové orientace u ptáků se značně liší, individuálně i mezidruhově. Navíc, metodické přístupy k měření kapacity pro prostorovou orientaci jsou značně rozdílné, což ztěžuje možnosti přímého porovnání výkonů v různých typech prostorových úloh, potažmo i porovnání s jinými typy kognitivních úloh. Hlavním cílem této práce je pokusit se o porovnání složitějších kognitivních úloh.

## **2.2 Prostorové kognitivní testy**

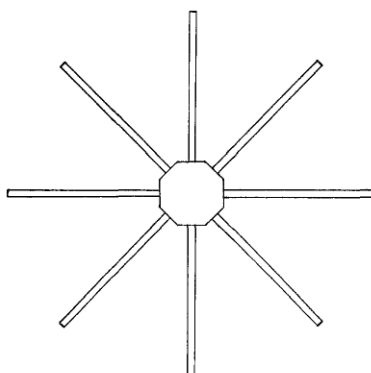
Jak už bylo zmíněno výše, prostorové kognitivní testy jsou založené na velmi různých metodických přístupech a budou tak i v následující kapitole pojednány. Pro testování prostorové navigace v laboratorních podmínkách slouží bludiště (viz. radiální bludiště a jeho analogy – př. Olton a Samuelson, 1976) nebo také aréna daného

geometrického tvaru (viz. geometrie prostoru) nejčastěji obdélníku (Batty et al., 2009; Vallortigara et al., 1990). V úlohách zaměřených na vnímání geometrie prostoru se velikost i tvar arény může měnit (Cheng a Gallistel 2005; Tommasi et al., 1997). V obou typech laboratorního prostředí mohou být zakomponovány i další orientační značky.

Specifické jsou potom úlohy pro ptáky, kteří si ukládají potravu do určitého počtu předem připravených skrýší a poté ji zpětně vyhledávají (Kamil a Balda, 1988; Shettleworth a Krebs, 1982). V poslední skupině jsou zařazeny úlohy, které nespádají jednoznačně do výše zmíněných skupin – např. kombinují více výše zmíněných metodik (Blaisdel a Cook, 2005), či úlohy řešené v prostoru počítačového monitoru metodou operantního podmiňování (Miyata, 2008; Štorchová, 2010).

### **2.2.1 Radiální bludiště a jeho analogy**

Radiální bludiště bylo původně zkonstruováno pro pokusy testující prostorovou orientaci a episodickou paměť u potkanů (Olton a Samuelson, 1976). Skládalo se z centrální plochy, ze které paprscitě vycházelo 8 uzavřených ramen (Obr. 1). Na konci každého ramene byla umístěna potrava. Zvíře bylo umístěno do centrální plochy v náhodné orientaci a mohlo navštěvovat jednotlivá ramena. Princip úlohy spočíval v tom, že zvíře si muselo zapamatovat, která ramena již byla navštívena.



*Obr.1 Schéma osmiramenného bludiště. Převzato z Olton a Samuelson (1976).*

Toto základní schéma se s přibývajícím zájmem o testování dalších druhů postupně měnilo (více v review Pleskacheva, 2009). Původní návrh bludiště nebyl univerzální pro další zvířata jako jsou ptáci (Spetch a Edwards, 1986; Pleskacheva, 2009). Na výsledky ptáků může mít vliv vzhled bludiště (uzavřené prostory, výběr barev pro aparaturu), a proto jej ve výčtu vzorových úloh podrobně popisují.

V některých studiích se můžeme setkat s tzv. „forced selection method“ (Spetch a Edwards, 1986; Kamil et al., 1994). Trénink má dvě fáze: preretenční a postretenční.

Odměna je ve všech osmi jamkách. Nejprve se nechají 4 odměny odkryté a 4 zaryté, jímle jsou všechny 4 odměny z odkrytých jamek vybrány, experimentátoři přeruší trénink a odvolají ptáka na 5 minut z pokusné místnosti pomocí předem naučeného signálu. Mezitím uklidí stopy po předchozím dosahování odměny a všechny jamky odkryjí. V další fázi má pták za úkol najít zbývající odměny. Každá jamka s odměnou se rovná správné odpovědi a každá jamka bez odměny je započtena jako chyba.

Jedna z prvních prací o testování prostorové orientace u ptáků v radiálním bludišti porovnávala výkonnost holubů s potkany ve stejné úloze (Bond et al., 1981). Použili 10 dospělých naivních potkanů a 6 holubů již dříve trénovaných v diskriminačních úlohách.

Cílem bylo při hledání potravy navštívit co nejvíce ramen bludiště s co nejmenším počtem voleb (tj. nenavštěvovat opětovně již navštívené rameno, ve kterém byla potrava zkonsumována). Bludiště bylo zkonstruováno podle Olton a Samuelson (1976), pouze bylo pro holuby úměrně asi 2x zvětšené. Zvrchu a z boků bylo potaženo drátěným pletivem. Dno z tvrdých bílých dřevěných desek bylo pokryto hnědým balicím papírem. Centrální plocha o velikosti 54 cm v průměru byla vyvýšena a holubi do ramen sestupovali. Na konci každého ramene, dlouhého 160 cm o velikosti 22 x 34 cm, byl zelený plastový kalíšek s ukrytou potravou. Stěny ramen bludiště byly vyšší než je výška holuba. Ptáci tedy mohli pro orientaci využít předměty a uspořádání místnosti jen v omezené míře. Ptáci i potkani se mohli orientovat podle předmětů (stoly, židle, okna) v pokusné místnosti. Trénink byl ukončen, pokud zvíře zkonsumovalo všech 8 odměn nebo po 16 volbách, ale nejdéle po 30 minutách. Experimentátor byl během tréninku v pokusné místnosti a v případě nečinnosti zvířete delší než 5 minut popohnal zvíře zpět do výchozí pozice na centrální ploše. Taková sezení nebyla zahrnuta do výsledků. Celé testování proběhlo nejprve s holuby a po důkladném vyčištění bludiště i s potkany. Byl tak vyloučen vliv pachu potkanů na úspěšnost holubů a naopak. Potkani při sezení učinili 8,75 voleb celkem a navštívili 7,55 ramen v prvních osmi volbách. Zatímco holubi při sezeních měli 13,33 voleb, ale navštívili pouze 6,28 ramen. Výsledně, co se týče počtu chyb (tj. opětovných vstupů do navštíveného ramene), dopadli potkani téměř dvakrát lépe než holubi.

V review Pleskacheva (2009) jsou popsány tři možné faktory ovlivňující výsledek úlohy. Ptáci častěji volili strategii postupné volby ramen ve směru nebo proti směru hodinových ručiček, což vede ke zvýšení úspěšnosti v úloze, přesto byli potkani lepší. Každé zvíře si pamatuje jen určitý počet voleb, které udělalo, a zbytek ramen vybírá náhodně. Vysvětluje to matematický model, vypovídající o velikosti pracovní paměti. Pro

potkany vyšel daný koeficient 6,2. Znamená to téměř 2x větší pracovní paměť než u holubů (3,2). Nedostatečnost tréninku holubů se však dále nepotvrdila. Nabídla se tedy myšlenka, že radiální bludiště v původním tvaru není univerzální pro všechny obratlovce, a to zejména z ekologických důvodů. Výsledky odpovídaly hypotéze rozložení zdrojů („resource-distribution hypothesis“), která popisuje vztah mezi schopností pamatovat si umístění zdroje a rozložením zdrojů v prostoru. Jak holubi, tak potkani si musí pamatovat, kde je zdroj potravy a zda ho již dříve navštívili, liší se ovšem časový parametr pro obnovování zdroje, a proto potkani a holubi mohou volit odlišnou strategii. Holubi se pravděpodobně i normálně vracejí na místa, kde potravu už našli, protože se vyskytuje na určitých místech ve větším množství (semena) než mohou při jedné návštěvě zkonsumovat („win-stay strategy“), zatímco potkani musí počítat s dobou na obnovení zdroje a nevyplácí se jim na navštívená místa vracet („win-shift strategy“), možná mají i větší tendenci k exploraci prostředí obecně – „neofilie ve vztahu k prostředí“ (Pleskaceva 2009). Roberts a Veldhuizen roku 1985 testovali holuby v radiálním bludišti také s pozitivním výsledkem. Podobu bludiště upravili. Hlavní změnou bylo odstranění svrchní části ramen, která tak přestala být stíněným prostorem. Průhledná gilotinová dvířka se nezávisle otvírala a zavírala přes systém šňůrek ovládaným od vzdálenější stěny. Pokusná místnost byla bez oken. Bludiště bylo ze dřeva natřeného středně šedou barvou. Každé rameno mělo 31 cm vysoké stěny. Pro snadnější zapamatování navštívených míst byly zadní stěny ramen nabarveny (každá jinou barvou). Výsledně měli holubi lepší úspěšnost než v práci (Bond et al. 1981). V konečné fázi tréninku holubi navštívili 7,37 ramen během prvních osmi voleb a obecně byla jejich výkonnost v této úloze srovnatelná s potkany. Potvrdili tak, že původní podoba bludiště byla pro ptáky nepřírozená. Potkani se v přírodě pohybují v úzkých prostorech a kanálech, zatímco holubi obývají otevřené prostory.

V následujících pracích testujících ptáky v obdobách radiálního bludiště se klade důraz na přirozenost prostředí tj. zejména otevřenost prostoru (například Spetch a Edwards, 1986 a Spetch a Honig, 1988, kde ramena vedoucí k potravě byla vyměněna za volný prostor). Úkryty potravy byly nahrazeny krabicemi, ve kterých byla potrava schována tak, aby nebyla vidět, dokud se k ní holub bezprostředně nepřiblíží. Holubi se tedy sami volně pohybovali po místnosti, kde byly rozmístěny různé předměty, které mohli využít k orientaci (Obr. 2).



Obr.2 Příklad podoby analogu radiálního bludiště použitého v pracích Spetch a Edwards (1986), Spetch a Honig (1988). Převzato z Cheng et al. (2006).

Výkony v bludišti může ovlivňovat i řada dalších faktorů. V úlohách, kde byla úspěšnost relativně velká, holubi nejdříve prošli pretréninkem, než došlo k vlastnímu testování (Spetch a Honig, 1988) nebo pokud experimentátor nebyl přímo v testovací místnosti a holubi nebyli rušeni (Meehan, 1996). Případně byly použity barevné značky v místech, kde je uložena potrava, což výrazně pomohlo zlepšit výkony holubů (Prior and Güntürkün, 2001).

V různých variantách radiálního bludiště byla kromě holubů trénována řada dalších druhů ptáků. Z měkkozobých byly ještě testovány hrdličky chechtavé (*Streptopelia risoria*), které dosáhly ve 14-ramenném bludišti asymptotické úspěšnosti 75–80 % (64,5 % byla náhodná úspěšnost v tomto typu bludišti). V bludišti adaptovaném pro drobné pěvce (drátěné stěny, venkovní prostor, testování ve vhodnou dobu) byli velmi úspěšní jedinci druhu *Passerculus sandwichensis* (strnadec skvrnitý). Čtyři z pěti jedinců našli 7 z 8-mi návnad už v desátém sezení a dosáhli tak úspěšnosti 80–85 %. Z pěvců byli v radiálních bludištích a jeho analogiích testování zástupci čeledí *Paridae*, *Fringilidae* (Hilton a Krebs, 1990), *Corvidae* (Balda a Kamil, 1988) a *Emberizidae* (Pravosudov et al., 2006).

Sýkory (s. babka, *Poecile palustris*; s. uhelníček, *Periparus ater*; s. modřinka, *Gyanistes caeruleus*; s. koňadra, *Parus major*) a zvonek zelený (*Carduelis chloris*) vykazovali srovnatelnou nebo horší úspěšnost než holubi (Spetch a Edwards, 1988; Spetch a Honig, 1986). Správných odpovědí v prvních osmi volbách bylo 6,5 u marsh tits a s. uhelníček, 6,8 u s. modřinek, 6,6 s. koňadry a 6,25 u zvonků (Hilton a Krebs, 1990). Při retenci 2 hodin měly koňadry 59 % a zvonci 55 %, u zbylých sýkorek to bylo kolem 63 %. Rozdíly mezi sýkorkami v růstu úspěšnosti nebyly. Pouze zvonek vykazoval menší rychlost pokroku v úloze. Retenční interval byl dlouhý od 3 sekund do 24 hodin. I po 24 hodinách sýkorky ukládající si potravu (s. babka a s. uhelníček) byly s procentem úspěšnosti stále nad hranicí náhody (Hilton a Krebs, 1990).

Úspěšnost v osmiramenném adaptovaném bludišti byla u ořešníků lepší (1,5–1,7 chybných vstupů) než ta, které dosáhli v obdobném experimentu holubi (Roberts and Van Veldhuizen, 1985; Spetch and Edwards, 1986). Navíc výkonnost ořešníků v bludišti byla poměrně velká i po 3 hodinách (1,5 chyb), po 6-ti hodinách 70 % a teprve po 24 hodinách začali významně chybovat. Výrazný nárůst chyb mezi ořešníky testovanými po 6-ti a 24 hodinách potvrdila i další práce (Olson et al., 1993). Holubi začínají významně chybovat už při 5-ti minutových intervalech mezi experimenty (Roberts a Van Veldhuizen, 1985). Navíc byli ořešníci i mnohem lepší než sýkory ukládající si potravu, co se týče časového odstupu v prostorových testech (Hilton a Krebs, 1990).

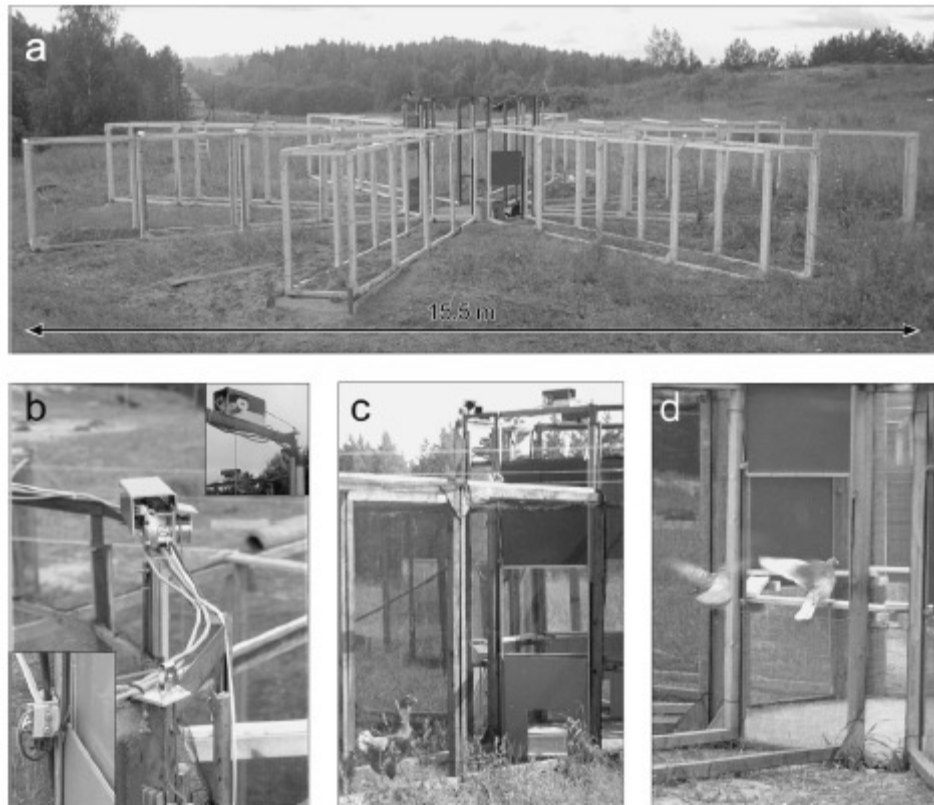
Příkladem studie porovnávající krkavcovité (ořešníky americké *Nucifraga columbiana*) a tři druhy sojek (s. modrá *Gymnorhinus cyanocephalus*, s. křovinná *Aphelocoma coerulescens* a s. mexická *A. ultramarina*) je práce Kamil a Balda (1988). Testování byli metodou „forced selection method“. Ořešníci a sojky západní byli lepší než jiní ptáci. Ořešníci dosáhli 80 % správných odpovědí již po 25 trénincích a sojky po 40 trénincích. Zbylé dva druhy sojek měli úspěšnost výrazně horší. V průměru dosáhli po 25 sezeních 55–60 % a po 50 sezeních pouze 70 %. U sojky mexické se ukázala větší tendence k navštěvování sousedních jamek. Kvůli velkým odlišnostem v metodikách je porovnávání těchto pokusů s holuby těžké (Roberts a Veldhuizen, 1985; Spetch a Edwards, 1986). V pozdějších studiích dosáhli holubi s menšími retenčními intervaly 75–80 % úspěšnosti ve 20 sezeních.

Výsledky mohly být ovlivněny delším pretréninkem ořešníků a sojek nebo jejich lepšími kognitivními schopnostmi, než u sýkorek. Při porovnání ořešníků a sojek západních se sojkou obecnou je možné, že výsledky souvisí se způsobem ukládání potravy. Ořešníci stejně jako sojky západní ukrývají na zimu desetitisíce semen do tisíců skrýší, zatímco sojky obecné jich ukrývají výrazně méně. (Balda a Kamil, 1989). Navíc mají i menší relativní velikost hippocampu, než ořešníci a sojky západní (Basil et al., 1996). Přesto velikost hippocampu a prostorová paměť nemusí nutně souviset. Ve studii (Gould-Beierle, 2000) byly porovnávány v bludišti s 12 úkryty ořešníci američtí (*Nucifraga columbiana*), sojky západní (*Gymnorhinus cyanocephalus*) a sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*), kteří si dělají zásoby na zimu, s kavkou obecnou (*Corvus monedula*), která si zásoby nedělá – v pozdějších studiích se však ukázalo, že si zásoby dělají všichni krkavcovití (Kort a Clayton, 2006). Největší počet chyb hlavně týkajících se pracovní paměti měly kavky, naproti tomu oba druhy sojek jich měly nejméně. Ořešníci dopadli o něco hůř než sojky. To by však mohlo být způsobeno návštěvou krmítek, které nikdy

odměnu neobsahovaly. Sojky měly srovnatelné výsledky (70 % po 15 dnech tréninku), zatímco ořešníci dosáhli 65 % po 20 sezeních. Výsledek odpovídá vzájemným fylogenetickým vztahům.

V dalších testech na pěvcích byly porovnávány migratorní a nemigratorní druhy (*Zonotrichia* Pravosudov et al., 2006; pěnice *Sylvia borin* Mettke-Hofmann a Gwinner, 2003). Ukázalo se, že migratorní druhy zvládli úlohu lépe a měli také větší relativní velikost hippocampu (Pravosudov et al., 2006).

Dalším typem jsou venkovní bludiště (Lipp et al., 2001; obr. níže). Jsou postaveny podle Oltonova modelu, tedy s centrální plochou a rameny. 8 ramen je vyrobeno z plastového pletiva o délce 6,5 m a velikosti 0,8 x 1,7 m. Centrální plocha má v průměru 2,5 m. Jeho velikost umožňuje ptákům přeletovat a zároveň mohou být, díky Oltonově designu, úlohy porovnávány s výsledky laboratorních potkanů a myší. Jsou obvykle umístěna ve venkovních prostorách a může se v nich pozorovat i chování velkých ptáků jako jsou husy, vrány, holubi, domestikované druhy slepic. Aby nedocházelo k využití strategie výběru sousedního ramene, po každém návratu ptáka z ramene, byla všechna ramena uzavřena dvířky po dobu 10 vteřin. Pretrénink trval jen pár dní a končil, když se zvíře začalo pohybovat po bludišti volně a žralo potravu i v ramenou. Nejlépe si vedly vrány, které dosáhly srovnatelných výsledků jako potkani (*Rattus norvegicus*) – Olton a Samuelson, 1978. Husy (*Anser anser f. domesticus*) a slepice (*Gallus gallus f. domestica*) různých plemen dosáhli po 15 trénincích 5,3 navštívených ramen v prvních osmi volbách, což odpovídá náhodnému výběru (Olton, 1978). Holubi a kuřata měli po 9 až 15 trénincích 6,6 a 6,3 správných odpovědí v prvních osmi volbách. *Corvidae* jsou v radiálních bludištích lepší než ostatní testovaní ptáci a nejlépe z nich si vedly vrány ve venkovním velkém bludišti (Obr. 3).



*Obr. 3 Venkovní radiální bludiště. a) pohled na celé bludiště, b) elektrický obvod zajišťující otevření a zavírání dvířek (c) na začátku každého ramene. Bludiště poskytuje ptákům více prostoru. Převzato z Lipp et al. (2001).*

Na příkladu pohybu v radiálním bludišti vidíme, že je obtížné porovnat dva různé druhy i v naprosto stejné úloze, protože se mohou lišit nároky na aparaturu (ptáci nesnáší uzavřená ramena), potravní ekologií a z ní vyplývající odlišnou strategii (win stay vs win shift strategy) či rozdílnou motivovatelností zvířat v dané úloze. Tato úloha zároveň klade poměrně velké nároky jak na pracovní paměť zvířat (Lipp et al., 2001), tak na integraci prostorové informace a informace o vlastním vykonaném pohybu. Jednoduše řečeno, při pohybu v prostoru (bludišti) je nejdůležitější se neztratit. Nejjednodušším procesem je použití různých souborů značek v prostoru (pokud jsou k dispozici) popřípadě i využití geometrie prostoru a povědomí o vlastní poloze a pohybu tímto prostorem (idiothetická navigace). Složitějším procesem je vytvoření si vnitřní reprezentace prostoru tzv. kognitivní mapy, která je univerzální a umožňuje zvířeti pohybovat se po nových trasách pokud je to nutné. Zdánlivě jednoduchá orientace v bludišti může být poměrně komplexní schopností, které se může účastnit hned několik kognitivních schopností a proto byla zařazena do výčtu abstraktních úloh.

### **2.2.2 Geometrie prostoru**

Studie zabývající se vnímáním geometrie prostoru u zvířat jsou založené na dvou základních typech testování. Testují se arény různých geometrických tvarů. Často se mění jejich velikost. Odměňovaný cíl bývá skryt buď v daném rohu arény (Cheng a Gallistel, 2005; Batty et al., 2009), uprostřed vzdálenosti mezi stimuly (Kamil a Jones, 1997) nebo je to odměňovaná oblast například ve středu daného prostoru (Tommasi et al., 1997).

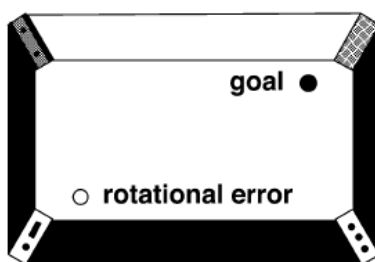
U kuřat se ukázalo, že střed arény najdou při změně jejího tvaru (z čtverce na trojúhelník nebo kruh). Pokud se čtvercová aréna zvětšila dvakrát, vykazovali větší exploraci prostorem podél hlavní osy, ale stále hledali cíl kolem středu. Pokud byla kuřata trénovaná v aréně základní velikosti (tvaru čtverce či trojúhelníku) a hned na to v aréně stejného tvaru, ale větší velikosti, hledali cíl ve dvou odlišných vzdálenostech od stěny. Jedna označovala skutečný cíl (centrum aktuální arény). Druhá odpovídala středu předchozí zmenšené varianty. V případě kruhové arény hledali cíl někde mezi oblastí odpovídající středu původní verze a skutečným středem zvětšené verze. Ve všech případech byla základním orientačním vodítkem jedna stěna arény (Tommasi et al., 1997).

Podobně Vallortigara et al. (2005) porovnali úspěšnost kuřat v geometrické úloze s obdobnou úlohou u dětí (Hermer a Spelke, 1994), kdy bylo odměňováno určité místo v aréně (s cílem v rohu arény). Děti uměli použít ve velkém prostoru k přeorientování kombinaci geometrie prostoru a prostorových značek, ale už ne v malém prostoru. Kuřata ve stejné úloze byla schopna kombinovat oba typy informací v obou velikostech prostoru. Kromě toho byla kuřata schopna se ihned přeorientovat při náhlé změně prostředí z velkého prostoru na malý. Zřejmě k tomu využila relativní délku stěn prostoru. Když se změnila geometrické vztahy mezi cílem a tvarem arény, dělala kuřata větší chyby založené na geometrické informaci více v malé aréně, než ve velké.

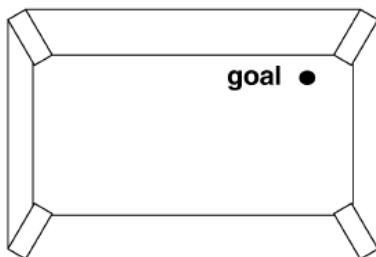
Zvířata využívají geometrii prostoru teprve když nemohou využít orientaci pomocí lokálních značek (Legge et al., 2004). Mezi těmito značkami panuje hierarchie v míře využití (Cheng a Newcombe, 2005). Ve studii Spetch a Mondloch (1993) měli holubi za úkol klovat do neoznačeného cíle, který byl obklopen čtyřmi odlišnými vedlejšími značkami. Holubi se spoléhali většinou na jednu či dvě značky. Když preferovanou značku odstranili, úspěšnost ptáků klesla. Pokud tyto značky pouze posunuli, klovali ptáci do oblasti, která by odpovídala cíli v případě jeho posunutí o stejnou délku jako u preferované značky. Výběr orientačních vodítek je pro každého jedince specifický. Ve studii o pozornosti holubů (Reynolds, 1961 in Cheng et al., 2006) se někteří holubi řídili barvou a jiní tvary značek. Pokud dojde ke ztrátě preferované značky v testové úloze, úspěšnost holubů se výrazně sníží. Ve výběru značky hraje velkou roli její vzdálenost od cíle. Značky

blíže cíli mají pro holuby větší význam (Spetch a Wilkie, 1994; Lechelt a Spetch, 1997). Pro výběr oblíbené značky jsou také důležité vzájemné prostorové vztahy mezi značkami (Spetch, 1995). Při hledání cíle mohou pomoci geometrické značky jako jsou úhly, které stěny svírají, nebo délka stran. Při řešení úlohy může docházet k tzv. diagonální chybě, která svědčí o používání geometrie prostoru jako dominantního ukazatele. Za cíl je považován protilehlý bod, který je osově souměrný se skutečným cílem. Má stejný vztah k tvaru prostoru. Obvykle mezi ostatními značkami vyčnívá (Cheng, 2009).

### A. Performance on task



### B. Geometric information



Obr.4 Obrázek testovací aparatury a ukázka tzv. diagonální chyby. správná odpověď je označena plným kroužkem, zvířata však hledají i v protějším rohu (po úhlopříčce), převzato z Newcombe (2005).

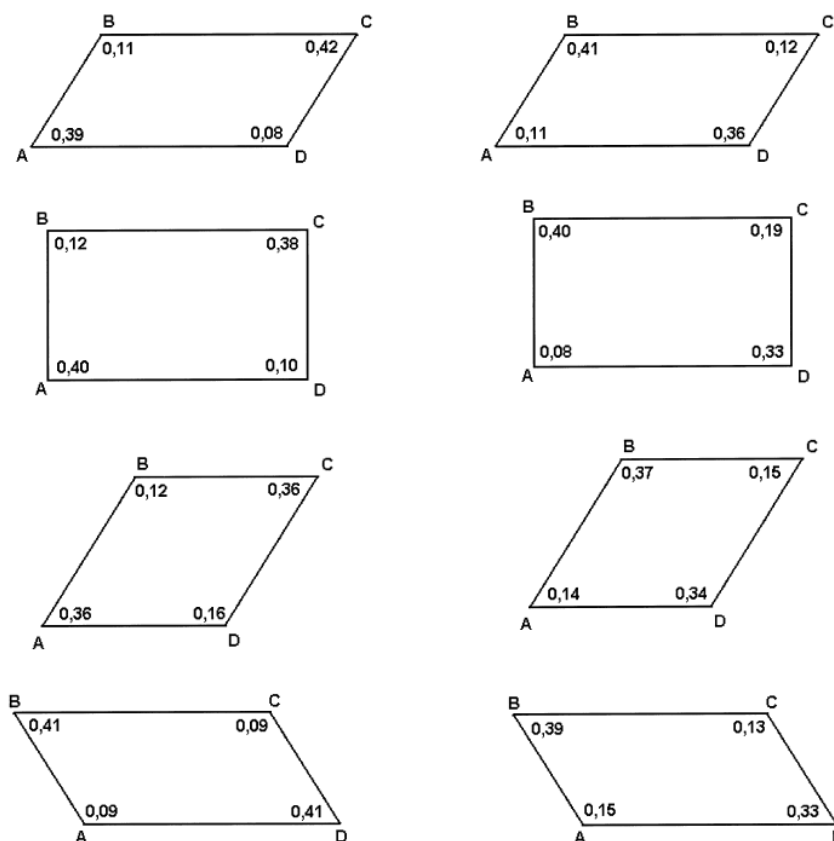
Cheng a Newcombe (2005) shrnují zásadní poznatky o testování geometrie prostoru u potkanů, ptáků, ryb, opic a lidí do roku 2005. Holubi si častěji pamatují vzdálenosti mezi značkami a cílem, zatímco potkani používají celý tvar prostoru k definování objektů a tvarů (Cheng, 1986).

Kuřata (Vallortigara et al., 1990) testovaná ve čtvercové aréně bez lokálních značek si vybírala buď správný cíl v rohu arény nebo dělala diagonální chybu a označovala místo v protějším rohu arény. Pokud byly do arény přidány lokální značky (v každém rohu byla jinak barevná a vzorovaná kartička), kuřata našla spolehlivě správný roh s cílem. Umí tedy používat jak globální, tak lokální značky. V případě konfliktu mezi lokálními a globálními značkami se orientovala podle značek lokálních (preferenze lokálních značek se prokázala i u potkanů – Cheng, 1986). Z výsledků studií Tommasi et al. (2003) a Vallortigara et al. (2004) na kuřatech vyplývá vztah mezi orientačními značkami

(geometrickými i „landmarks“) a lateralizací hippocampu. Pravá část hippocampu zpracovává lokální značky a levá umí zpracovávat jak lokální tak globální (Prior et al., 2002). Otestovali na kuřatech úlohu pravého a levého oka pomocí zakrytí jednoho oka. Pravé oko ovládá levá část mozku a levé pravá část mozku. Všechna kuřata podstoupila bez zakrytí oka v obdélníkové aréně trénink s lokálními značkami a testována byla v prostoru bez lokálních značek, kde se mohla orientovat pouze podle geometrické informace. Poté byla rozdělena na dvě skupiny podle toho, jaké oko neměla přikryté. V testu „levoooká“ kuřata dokázala najít cíl v obou typech arény, zatímco „pravooká“ kuřata výrazně chybovala v prostředí bez lokálních značek.

Levá hemisféra (resp. levá část hippocampu) má tedy zřejmě funkci v rozpoznávání landmarks značek, zatímco pravá je aktivní v případě orientace podle landmarks i geometrických značek, což se potvrdilo i v případě testování metodou lézí v pravé či levé části hippocampu (Tommasi et al., 2003).

Otázkou, jak a jestli také kuřata rozlišují lokální a globální geometrické značky, se zabývá studie Tommasi a Polli (2004). V obdélníkové aréně byl cíl umístěn v rozích s tupým úhlem pro jednu skupinu kuřat a s cílem v rozích s ostrým úhlem pro skupinu druhou. Trénována byla na různé změny tvaru či polohy arény (Obr. 5).



Obr.5 Kuřata byla rozdělena do dvou skupin. Skupina vpravo byla testována na hledání tupého úhlu, skupina vlevo na hledání ostrého úhlu. Úspěšnost je výsledkem součtu procent navštívení správných rohů. Převzato z Tommasi a Polli (2004).

Zvláštní byla náhlá změna výběru cíle u kuřat trénovaných k vyhledávání tupého úhlu v případě zrcadlově převráceného tvaru arény. Při kontrolních testech s netrénovanými kuřaty, kdy každý roh byl odměňován, se neprokázala preference ostrých úhlů. Autoři své výsledky vysvětlují schopností kuřat použít při orientaci lokální (úhly) a globální (strany a celkový tvar arény) geometrická vodítka. Ostré úhly jsou význačnými lokálními vodítky, zatímco tupé jsou nevýznamné. Lokální značka, kterou je úhel  $60^\circ$ , je vybírána preferenčně před globální informací, zatímco  $120^\circ$  úhel je globální informaci podřízen. Zřejmě se skupina kuřat cvičených na tupé úhly orientovala podle úplně jiných značek – například značek v pokusné místnosti, protože si vybrala rohy arény, které směřovaly stejným směrem, kterým směřovaly původně tupé úhly. Rozdíl mezi oběma skupinami kuřat by tedy byl ve význačnosti úhlů, kdy ostré úhly prostoru v přírodě nejsou příliš časté a jsou tedy význačnější značkou než úhly tupé, kdy si pták raději vybere nějaký jiný orientační bod.

Holubi (*Columba livia f. domestica*) umí používat geometrické i lokální značky. V případě konfliktu mezi značkami závisela výsledná úspěšnost na předchozí zkušenosti zvířete. Ti, kteří byli trénováni k použití geometrických značek, ukázali smíšené výsledky (někteří se orientovali podle geometrie prostoru a někteří podle lokálních značek). Ti, kteří byli trénováni na lokální značky, se spoléhali většinou na lokální značky, a i když se značka nejbližší cíli vyjmula, byli schopni použít i vzdálenější značky. Ačkoli systematická diagonální chyba se objevovala (Kelly et al., 1998).

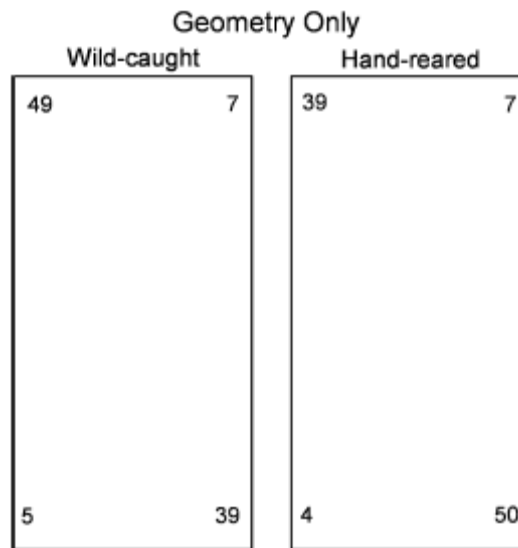
V práci Kelly a Spetch (2001) byli holubi cvičeni k hledání skryté odměny v obdélníkové aréně bez vnějších podnětů. Během tréninku experimentátoři manipulovali s aparaturou. V průběhu pokusu se zachovávala relativní, ale měnila se absolutní, geometrie prostředí. Holubi přes změny stále vybírali správné rohy. To naznačuje, že si zafixovali relativní geometrii prostoru. V případě čtvercové arény, kdy byla zkreslená jak absolutní, tak relativní geometrie prostoru, si holubi vybírali cíl (jeden ze čtyř rohů) náhodně, což potvrzuje, že se holubi nemohli orientovat jinak, než podle tvaru arény.

U kuřat se prokázala při hledání středu arény schopnost využít obě možnosti orientace, jak relativní vzdálenosti či tvar, tak i správnou absolutní vzdálenost od stěny arény (Tommasi et al., 1997; Vallortigara et al., 2004).

U holubů byla schopnost hledání středu prokázána také (Gray et al., 2004). Učili se hledat skrytý střed také v soustavě čtyř značek tvaru čtverce, a to jak na monitoru (Spetch et al., 1996), tak na zemi (Spetch et al., 1997). Pokud prostor uvnitř soustavy zvětšili posunutím všech značek, holubi cíl nehledali déle, ale typicky si zachovali správnou vzdálenost od jedné značky (podobně u kuřat vzdálenost od stěny), zatímco dospělí lidé hledali dále skutečný střed prostoru.

Kamil a Jones (1997) trénovali ořešníky k hledání středu mezi dvěma značkami. Vzdálenost značek se měnila. Výsledky byly stejné jako v práci Jones et al. (2002), kteří zároveň porovnali ořešníky s holuby a kavkami a zjistili, že holubi tuto úlohu mohou řešit také, jen dosahují horších výsledků při nacházení správného cíle. Ořešníci (Kamil a Jones, 2000) i holubi (Spetch et al., 2003) se mohou naučit více komplexní geometrická pravidla, jako je nalezení geometrického středu mezi značkami o měnící se vzdálenosti.

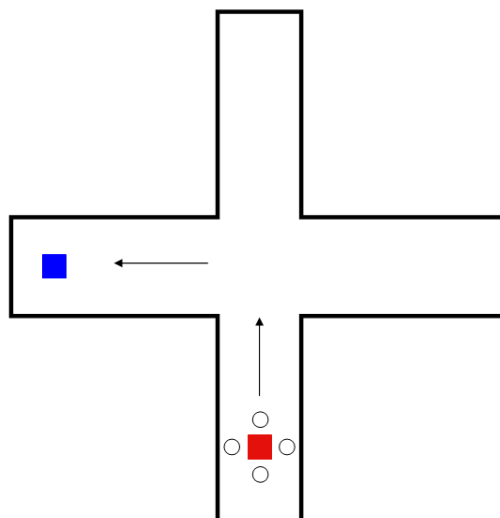
Podobnou úlohu řešily i sýkory v práci Batty et al. (2009). Ptáci měli v oddělených fázích pokusu k dispozici jak barevné značky (modrá stěna) tak pouze geometrickou informaci. V poslední fázi pokusu byly předchozí informace uvedeny do konfliktu s cílem zjistit, které značky si přednostně vyberou, kde bylo využívání geometrické prostorové informace testováno i z ekologického hlediska u sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) a sýkory horské (*Poecile gambeli*). Předpokladem bylo, že sýkory horské jsou méně nucené využívat geometrické prostorové informace, protože v horském habitatu jsou význačné vnější orientační značky přítomné vždy v dostatečném množství a samotné dostačují k orientaci v prostoru a nalezení cíle. Tento výsledek byl sice statisticky průkazný, ale rozdílly nebyly řádové. Zajímavější výsledek je však větší podíl diagonální chyby u mladých odchovaných sýkor černohlavých oproti dospělcům. Výsledky indikují, že i správnému využívání geometrické informace se musí sýkory černohlavé pravděpodobně učit, a že jde tedy o úlohu pro sýkory kognitivně relativně náročnou.



Obr. 6 Průměrné procento volby spočítané pro každý roh arény u dospělých sýkor černoohlavých (vlevo) a ručně dochovaných mláďat v pokusu kdy měli ptáci k dispozici pouze geometrickou prostorovou informaci. Správný cíl byl umístěn v levém horním rohu (na obrázku, v pokusu byl balancovaný design s různým umístěním cíle u jednotlivých ptáků). Převzato z Batty et al., 2009.

### 2.2.3 Složitější prostorové kognitivní úlohy

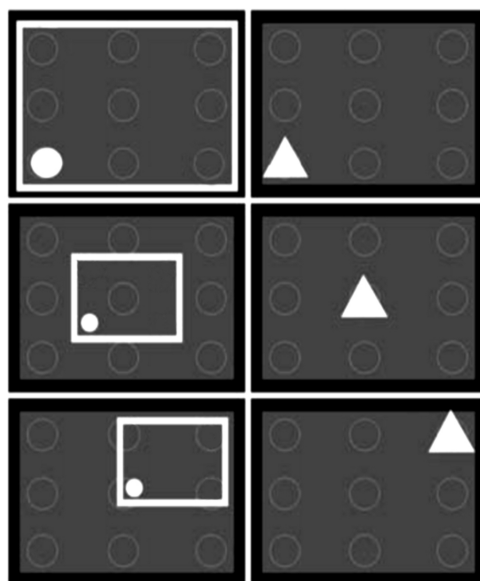
U některých úloh nelze přesně definovat, do které skupiny patří, proto jsou pojednány samostatně. Jednou takovou úlohou je pokus s holuby Miyata a Fujita (2008). Tato úloha byla promítána na dotykovém monitoru. Úkolem holuba bylo pohybovat čtvercem uvnitř křížového bludiště pomocí klování do značek kolem čtverce na dotykovém monitoru. Každá ze čtyř značek u každé strany čtverce označovala směr jeho pohybu (viz Obr. 7). Cílem bylo čtverec dostat od startovního konce jednoho ramene ke značce umístěné na konci jiného ramene.



Obr.7 Bludiště s cílovým čtvercem v levém rameni a pohybujícím se čtvercem v dolním rameni. Šipky představují správný směr pohybu čtverce. Podle Miyata a Fujita (2008).

Holubi nejprve prošli pretréninkem, kdy se učili klovat pouze dovnitř křížového bludiště a pohybovat se čtvercem. V průběhu tréninku se při pohybu k cíli přemístil cíl do jiného ramene. Změnou směru pohybu čtverce při každé změně umístění cíle byla prokázána schopnost anticipovat alespoň jeden krok dopředu. Jde tedy o schopnost plánovat do budoucna, která je běžnou vlastností přisuzovanou člověku a zároveň abstraktní schopnost představit si obraz toho, jak bude úloha vypadat v dalším kroku. Za prostorovou abstraktní část považují nutnost pohybu uvnitř bludiště s abstraktní projekcí vidiny chyby, která nepřinese odměnu. Neprostorovou částí úlohy je pochopení, že se musí čtverec dostat do cíle a pochopení toho, že existuje pouze jediný způsob pohybu se čtvercem.

V další úloze (Štorchová, 2010) byla studována schopnost holubů využít informaci z abstraktních stimulů, prezentovaných na dotykovém monitoru, pro svá prostorová rozhodnutí v reálném prostoru odpověďové desky. Holubi byli rozděleni do dvou skupin. Každá řešila úlohu pomocí jiné strategie. První z nich, s názvem „Mapa“, obsahovala pouze stimuly informující o umístění hledaného cíle v rámci vymezeného prostoru. Druhá úloha, s názvem „Symbols“, neobsahovala implicitní prostorovou informaci. Skládala se jen z obrazců, které si holub mohl asociovat s hledaným místem. Stimuly byly promítány na dotykové obrazovce, reálným prostorem pak byla průhledná deska se čtyřmi fixními odpověďovými otvory v rozích, umístěná před monitorem. Pokus měl několik fází (viz Obr. 8).



*Obr.8 Stimuly zobrazující se na dotykovém monitoru. Každá dvojice obrázků v řadě je jedna fáze úlohy. Od nejjednodušší (horní řada) k nejsložitější (spodní řada). Levý sloupec je úloha „Mapa“ a pravý je úloha „Tvary“. Podle Štorchová (2010).*

V první fázi se cíl rovnal umístění značky v podobě kolečka (skupina „Mapa“) nebo jednoho ze čtyř stimulů různých tvarů charakteristických pro každý roh (skupina „Symboly“). V další fázi se stimuly nacházely uprostřed obrazovky. Správná odpověď byla stále ve stejném rohu. V konečné fázi se stimuly zobrazovaly s náhodným posuvem po ploše monitoru. Holubi výsledně pochopili obě tyto strategie a prošli všemi úrovněmi pokusu.

### **3. Neprostorové úlohy**

Druhým typem jsou úlohy neprostorové. Důraz je kladen na logické uvažování, abstrakci, na způsob vnímání kauzálních vztahů mezi objekty či na hierarchickém vnímání vlastností objektů. Patří sem úlohy testující schopnost tvorby konceptu, kategorizace a transitivní inference. Dalším typem úloh jsou úlohy vycházející z lidské psychologie (často vývojové psychologie). Zjednodušeně řečeno se zkoumá, zda podobné kognitivní schopnosti mají v různém stupni i zvířata (více v review Emery, 2006). Jde např. o testování schopností „object permanence“, konceptu chápání čísel („numerical competence“), episodické paměti „episodic-like memory“, sebezroznávání („self-recognition“) a tzv. „theory of mind“.

#### **3.1 Tvorba konceptu a kategorizace**

Kategorizace je již dlouho zkoumaným kognitivním procesem, navíc modelovým zvířetem pro tuto otázku byli již od počátku holubi. Jde o základní kognitivní proces, kdy se zvíře musí vyrovnat s mnohostí vstupních informací z okolního světa, které musí projít centrální filtrací v mozku, tak aby byly rozpoznány samotné objekty (např. zrní, krahujec) a utříděny do určitých hierarchicky uspořádaných skupin (např. vhodná potrava, predátorů). To živočichovi umožní zachovat se v určitých situacích co nejefektivněji. Přitom mezi vstupem informace (percepční procesy) a následnou behaviorální reakcí organismu (např. sezobnutí potravy, útěk) dochází k velké redukci původní informace (Delius, Jitumori, & Siemann, 2000). Jednoduše řečeno, široká škála vstupních stimulů musí být redukována do zvládnutého (relativně malého) počtu „tříd“, se kterými může zvíře snadno manipulovat např. přítel/nepřítel, jídlo/nepotravní objekt (Herrenstein 1990, Medin, 1989). Otázkou je, které procentuální či „myšlenkové“ procesy za vytvářením

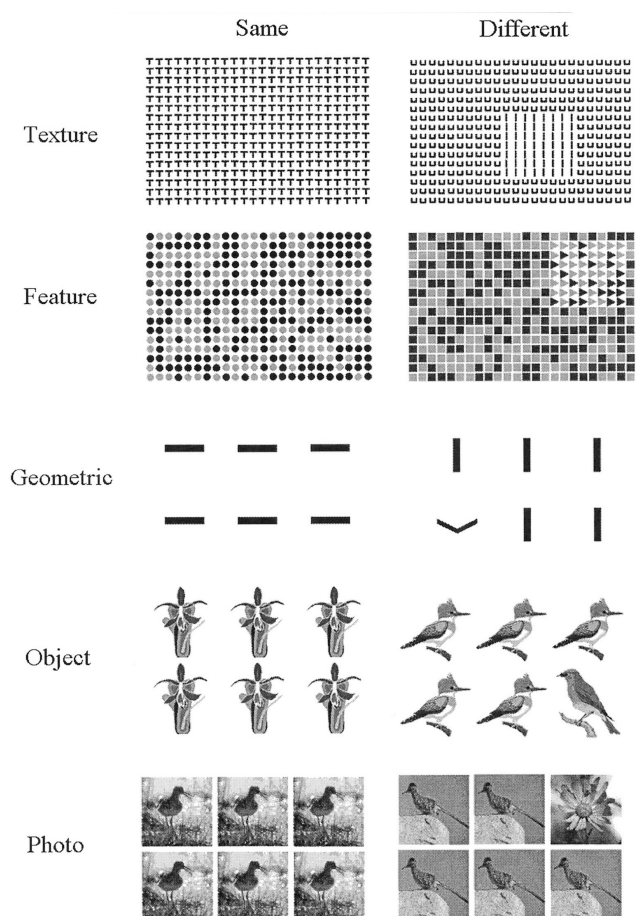
kategorií stojí. Dlouho bylo zkoumání tvorby kategorií svázáno se schopností mluvit a vytvářet tak slovně/mentální koncept kategorie, které odpovídají různé kategorie objektů a tedy zkoumání spíše na poli psychologie a antropologie (Hockings, 2003). Později byl tento proces zkoumán srovnávacími psychology a za průlomové lze považovat práce Herrnsteina & Lovelanda (1964) i přes pozdější rozšiřující experimenty a kritiky. Právě teorie tvorby „konceptu“ určité kategorie a existence a definování pojmu „přirozených kategorií“, např. kategorie definované podobně jako slova člověk, kočka, květina, auto, židle se holubům učí lépe (Bhatt, Wasserman, Reynolds, & Knauss, 1988; Wasserman, Kiedinger, & Bhatt, 1988), u holubů spustilo lavinu dalších prací i kritiky (textura, pohyb, barva k rozpoznání stačí – Huber, 1999; specifické odražené frekvenční spektrum pro rozpoznání stačí holubům podobně jako třeba satelitům apod. – Lea, 1984). Při studiu kategorizace u zvířat (a u ptáků zvláště) se využívá tendence zvířete odpovídat rozdílně na různé skupiny stimulů (diskriminace) a existují obecně dvě základní metody využívané při studiu kategorizace založené na „diskriminačním učení“. První metoda je založená většinou na odměňování jedné kategorie – porovnává se snadnost naučení určité kategorie stimulů a generalizace na nové stimuly, druhá metoda je pak založena na rozpoznávání stejného (stejná kategorie) a odlišného (jiná kategorie) tzv. „matching-to-sample“ nebo „non-matching-to-sample“ (Huber, 2001).

Herrenstein a Loveland (1964) trénovali holubi diskriminovat mezi „sety“ velice komplexních barevných fotografií, příslušnost k určitému „setu“ šlo určit pouze podle přítomnosti/nepřítomnosti lidské postavy (různě velké, oblečené, v různé pozici). Extrémně krátké diskriminační učení, úplný přenos na nový set stimulů a vyloučení jednoduchých vizuálních znaků vedlo mnohé další autory k závěru, že holubi skutečně reagují na přítomnost člověka na fotografii a mají obdobnou kategorii jako my „člověk“ frequency (Honig & Urcuioli, 1981; Lubow, 1974; Mostofsky, 1965). Herrenstein a Loveland (1964) došli k závěru, že k rozlišení jednotlivých kategorií si holubi vytvořili obecný „koncept“ spíše než že tyto kategorie rozlišovali na základě jednoduchého znaku nebo mechanického učení (nebyli by schopni generalizovat tak úspěšně na nové sety fotografií). Dnes se pojem tvorby „konceptu“ v kategorizačním procesu používá pro řadu velice komplexních diskriminačních procesů, a řadu z nich lze považovat za abstraktní.

Kognitivní procesy, které umožňují holubům kategorizovat, mohou být různé a některé z nich nevyžadují žádnou abstrakci. Takovým příkladem může být prosté naučení každého exempláře patřícího do dané kategorie (*exemplar theory*), která je právě pro holuby (ve srovnání s člověkem) poměrně schůdnou cestou, neboť se dokáží naučit velice

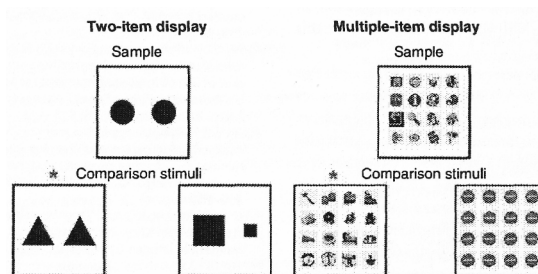
snadno velké množství položek patřících do dané kategorie (Astley & Wasserman, 1992). Nebo mohou holubi příslušnost objektu do dané kategorie poznat podle společného znaku sdíleného všemi objekty v kategorii (tzv. *feature theory*), různé znaky a jejich kombinace jsou pak v dané kategorii přítomny s určitou (pro rozpoznání dostačující frekvencí (např. Lea, 1984). Teorie *prototypu* naopak říká, že kategorizace probíhá za pomoci abstrakce (představení si) jakési sumární reprezentace kategorie, jakési průměrné podoby (centrální tendence) vytvořené ze všech objektů dané kategorie. S touto „představou“ prototypem je pak každý nový stimulus porovnáván a buď zařazen nebo nezařazen do dané kategorie. Tedy vytvoření si a použití jakési průměrné představy „prototypu“ kategorie je tedy jasně abstraktním procesem (Aydin & Pearce, 1994; Huber, 2001).

Pojem *konceptu* se nemusí vždy týkat již výše zmíněných přirozených kategorií (viz výše). Holubi jsou také schopni vytvořit si tzv. „*relational koncept*“ o abstraktnějších vlastnostech dané kategorie, např. „stejný“. Holub dává dohromady stimuly, kde jsou objekty vždy stejného tvaru či textury nebo barvy apod. (Cook, 2002; Obr. 9). Podobně může být utvářena i opačná kategorie „ne-stejný“.



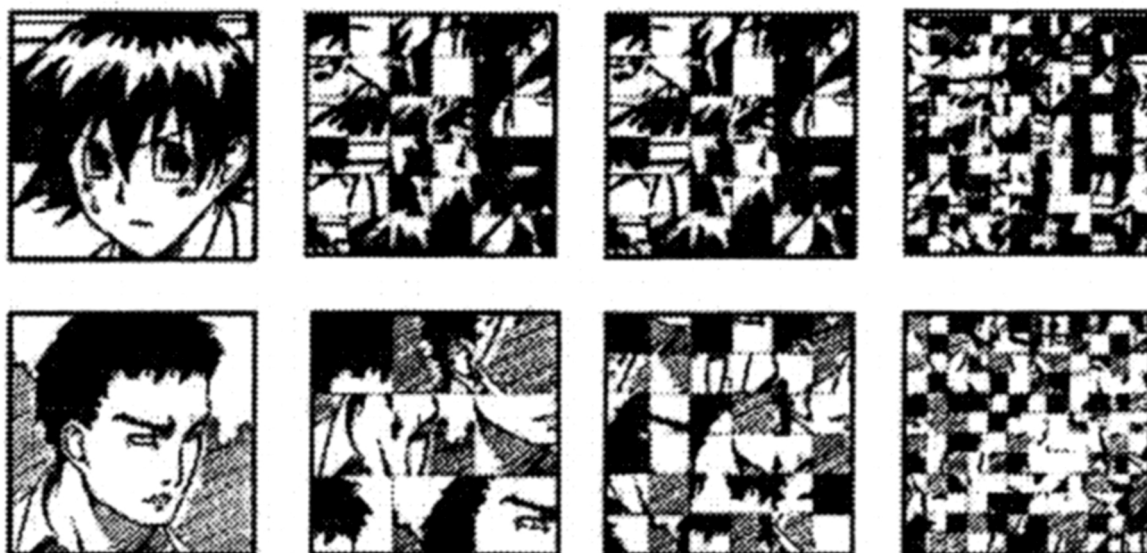
Obr. 9 Příklady ukávek z experimentu, kde sloupec vlevo představuje stimuly „stejný“ a druhý sloupec představující stimuly typu „ne-stejný“ Cook (2002).

Holubi byli schopni chápat i *vztahy mezi takto pojatými abstraktními kategoriemi*. Jde o vnímání relací vyššího řádu – např. holub dává do kategorie stejné objekty různých tvarů i barev, ale stejné velikosti apod.; popřípadě všechny stimuly v předchozích variantách experimentu vybrané podle rozdílných atributů jako stejné (Cook a Wasserman, 2006; princip úlohy viz Obr. 10 z Lazareva a Wasserman, 2008).



Obr. 10 Ukázka vzorů použitých ve studii Cook a Wasserman (2006). V obou případech je správnou odpovědí výběr z dvou spodních (u každého typu) se stejnou relací jako stimul nahoře. Převzato z Lazareva a Wasserman (2008).

Navíc si zvířata mohou vytvářet vnitřní (mentální) reprezentaci určitých tříd stimulů velice různými způsoby, jak naznačil Huber and Aust (2006).<sup>(1)</sup> Mohou mít obdobu „obrazové“ reprezentace, tj. jakýsi soubor nebo konfiguraci znaků (jednotlivých elementů) a tyto elementy mají svoji absolutní hodnotu pro rozpoznání dané třídy stimulů. Pro takový způsob reprezentace svědčí pokus Matsukawa et. al. (2004). Holubi byli trénováni na rozpoznání postavy muže a ženy na obrázku. V první části pokusu se jednalo o komixové postavy a obrázky byly i s pozadím. Tři sety obrázků zobrazovaly postavy s měnícími se polohami, postavy s následnou deformací a obličej s následnou deformací (viz Obr. 11). Otázkou bylo, kdy je holub ještě schopen rozeznat postavu ženy od postavy muže. Při dešifrování obrázku zřejmě holubi použili zřejmě globální informace. Ptáci nejspíše rozlišovali obličej. V druhé části rozpoznávali pouze obličej ženy a muže na bílém pozadí. Obličej byly kreslené a skládaly se z jednoduchých křivek, které ptákům při deformaci obrázku mohli poskytovat i lokální informaci. Ptáci si během testování vytvořili jakýsi soubor znaků, které definovaly postavy či obličej.



Obr. 11 Příklad stimulů z první části pokusu Matsukawa et. al. (2004). Převzato z Matsukawa et. al. (2004)

V angličtině se taková mentální reprezentace třídy objektů často označuje termínem *“imaginal representation”* (Permack 1983).<sup>(2)</sup> Nebo mohou být třídy stimulů reprezentovány abstraktně jako vztahy mezi jednotlivými položkami (viz předchozí odstavec). Taková reprezentace je u holubů poměrně dobře dokladovaná (např. Wasserman, Hugart, & Kirkpatrick-Steger, 1995). Tento problém také dobře ukazuje pokus demonstrující rozpoznávání objektu na základě geonů (základních částí). V tomto experimentu podobu jednoho objektu rozčleníme na samostatné části (geony), ze kterých je objekt složen. Samotné geony lze použít jako lokální znaky pro rozpoznání nebo lze použít globální znaky (poloha znaků vůči sobě), což už lze považovat za jistou míru abstrakce. Holubům většinou stačí lokální vodítka, když je však nemají k dispozici, jsou schopni použít i globální (Wasserman et al., 1993). Na podobném principu, jako jsou rozpoznávány samotné objekty, může být založena i mentální reprezentace tříd objektů.<sup>(3)</sup>

Pro člověka je typická i reprezentace pomocí symbolů, která umožňuje snadnější uvažování o vztazích vůči sobě (např. jídlo) i kategorie již na jiných relacích vytvořené (např. ovoce, zelenina). Poslední jmenovaná schopnost byla zatím spolehlivě prokázána u šimpanzů (Thomson a Oden, 1996). U holubů někteří autoři její existenci popírají (Macintosh, 2000), jiní autoři tuto schopnost u holubů experimentálně testují (Cook and Wasserman, 2006).

Schopnost kategorizace hraje důležitou roli ve všech druzích interakce s prostředím a umožňuje zvířatům v určitých situacích rychle a adekvátně reagovat na patřičné stimuly. Je to proces, kdy se objekty seskupují podle specifického účelu nebo vlastností. Kategorie

jsou množiny, které mohou, ale nemusí mít společné znaky (mohou mít společný abstraktní význam např. „stejný“), mají však vždy společné prvky. Ideálně kategorie odráží vztah mezi objektivním (percepce, filtrace podnětů, kategorizace) a subjektivním (mentální reprezentace kategorií, „způsob reprezentace“) poznáváním okolního světa.

### **3.2 Transitivní inference**

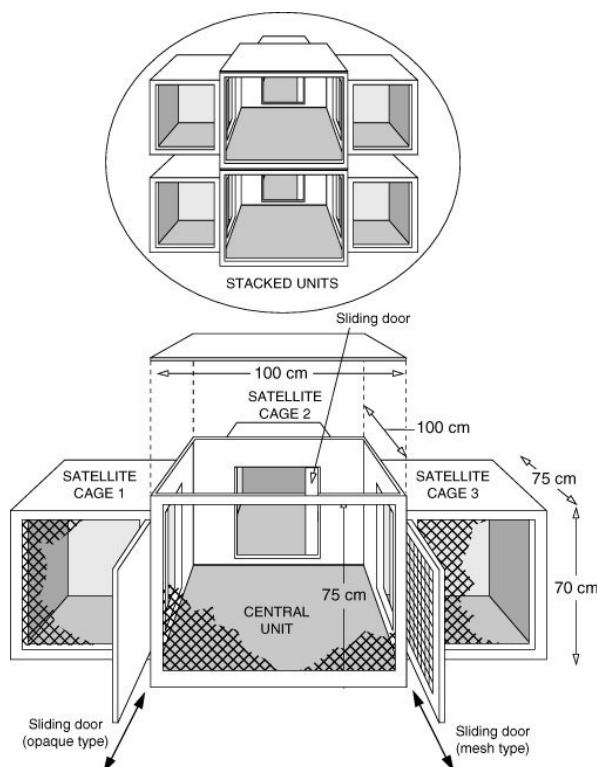
Schopnost odlišit přechodné vztahy od těch, které neumožňují správné závěry, může být důležitá charakteristika formování transitivní inference (TI) u lidí stejně jako u zvířat (Lazareva et al., 2004). TI je příkladem logického myšlení. Pomocí dedukce mohou zvířata z obecných zákonitostí odvozovat další dílčí prvky. Je to schopnost spojit si dvě odlišné informace o vztazích mezi objekty a vyvodit z nich další údaje (Toth, 2010). Základem je pochopení, že pokud  $A > B$  a zároveň  $B > C$ , pak výsledný vztah mezi A a C je  $A > C$ . (Allen, 2006). TI je často využívána při zapojení zvířete do nové skupiny (pozorování u opic a lidoopů v terénu (Lazareva, 2008). Zvíře si musí své postavení vybudovat. Jedním způsobem je bojovat s každým ze členů skupiny a umístit se na žebříčku podle úspěchu či neúspěchu v těchto setkáních. Výhodnějším způsobem je sledovat vztahy mezi členy skupiny a po několika strategických setkáních odvodit vlastní postavení v hierarchii. Neschopnost odvodit si vztahy ve skupině může vést k velkému počtu ztrátových setkání (Lazareva et al., 2004).

Zvířata se testují pomocí různých stimulů. Například u potkanů se můžeme setkat s pokusy na základě čichové diskriminace (Dusek a Eichenbaum, 1997). U ptáků jde na rozdíl od potkanů skoro vždy o stimuly zrakové (Lazareva et al., 2004; Bond et al., 2010; Hogue et al., 1996).

K testování TI u ptáků se používá úloh, kdy výběr odpovědi mezi stimuly v 3D aréně (Lazareva et al., 2004), případně na monitoru v 2D prostoru (Bond et al., 2010), je podmíněn potravní motivací nebo tendencí se vyhnout zbytečnému souboji (Hogue et al., 1996). Dále jsou to zvukové (hlasové) stimuly (Toth, 2010), kde je motivace podobná – vyhýbání se zbytečnému výdeji energie v předem prohraných bitvách.

Názorným příkladem praktického využití TI u ptáků je práce zabývající se agonistickým chováním slepic (*Gallus gallus f. domestica*) – Hogue et al. (1996). V této práci byla sledována tvorba hierarchie u slepic v pokusu, kdy některé slepice mohly pozorovat souboje dalších dvou slepic. Všechny slepice byly rozděleny do tří skupin – přihlížející (B), stávající známé dominantní (A) a cizí jedinci (C). Vždy po jedné z každé skupiny byly uzavřeny do boxů, které byly připojeny k boxu s arénou, a byly od ní

odděleny neprůhlednými posuvnými přepážkami v případě dvou postranních boxů, a posuvnou přepážkou z pletiva v případě boxu, kde byla umístěna slepice sledující boj mezi slepicemi, které byly vpuštěny do arény vysunutím přepážek (viz obr.12).



Obr.12 Soustava boxů, kdy tři postranní jsou k hlavnímu centrálnímu boxu (aréně) připojeny a propojeny s centrálním boxem dvěma neprůhlednými posuvnými přepážkami a jednou průhlednou přepážkou z pletiva. Při testování bylo použito více takových jednotek zároveň.

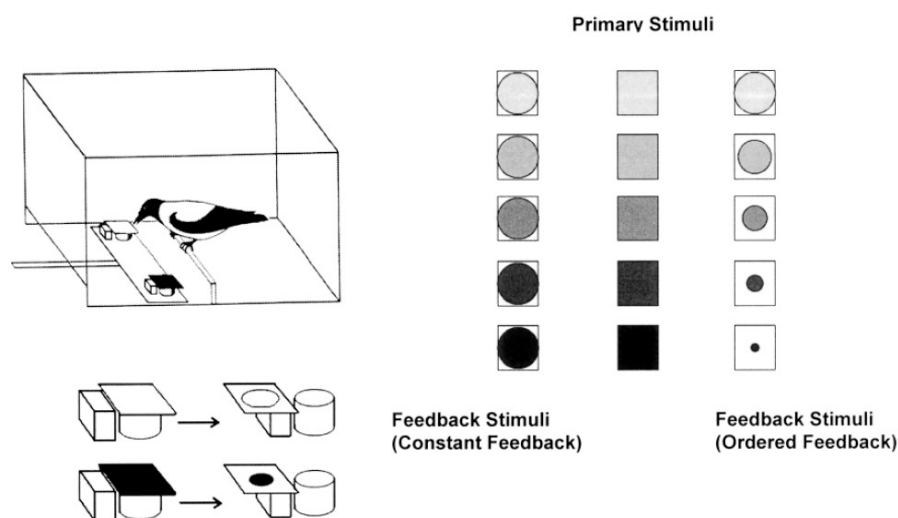
V prvním pokusu ( $N=15$  trojic) byly pozorující slepice (B) svědky vítězství cizího jedince (C) nad dominantním (A). V druhém pokusu ( $N=16$  trojic) zvítězil dominantní (A) nad cizím jedincem (C). Slepice pozorující souboje dále volily strategii chování podle toho, jak dopadlo setkání, které viděly. Slepice pozorující souboje znali svůj vztah k dominantnímu jedinci ( $A>B$ ) a vztah mezi dominantním jedincem a cizincem (v prvním pokusu  $A<C1$  nebo v druhém pokusu  $A>C2$ ), ale neznali svůj vztah k cizinci ( $B?C$ ). V případě setkání s cizím jedincem, kterého viděli zvítězit nad dominantním jedincem v pokusu č. 1, nijak neiniciovali útok proti němu, ale ochotně se mu podřídily. Pokud se setkali s poraženým cizím jedincem (C) z pokusu č. 2), v 50 % případů setkání na něj útočily a v 50 % útoků nad ním vyhrály. Slepice tedy byly schopné odvodit neznámý vztah B a C, tedy když  $A<C$  a  $A>B$ , předpokládaly situaci  $C>A>B$  a když  $A>C$  a  $A>B$ , předpokládali 50 % šanci vztahu  $A>B>C$ .

Podobnou prací na sojkách modrých (*Gymnorhinus cyanocephalus*) dokazující používání TI je i práce Paz-y-Miño et al. (2004).

Zpěvní ptáci mohou používat TI k získání relativní informace o dominanci ostatních ptáků. Podle síly zpěvu mohou odhadnout i sílu případného protivníka (Toth, 2010). Toth ve své práci prokázal použití transferentní inference u sýkor černohlavých (*Poecile atricapillus*). Používají ji k posouzení relativní pozice neznámého vetřelce vlastního druhu zejména v období rozmnožování, pomocí informace o dominanci poskytované prostřednictvím hlasových soubojů. Nejprve jim byly přehrávány zpěvy 3 samců tak, že první dvojice hlasů odpovídala vztahu A>B a druhá dvojice B>C. Poté byla pozorována reakce na hlasy A a C. Sýkorky více reagovaly a útočili na hlas A. Autor útok vysvětluje tím, že vnímaly jeho přítomnost jako větší hrozbu (Toth, 2010).

V následujících úlohách probíhalo testování pomocí řady stimulů, které k sobě měli určitý vztah. Ptáci tento vztah v průběhu tréninku pochopili a použili TI.

U Lazareva (2004) mělo osm vran šedých (*Corvus cornix L.*) za úkol rozeznat vztahy mezi sériemi stimulů.



Obr. 13 Pokusný box se stěnami z pletiva, s bidýlkem a výsuvným podnosem ve tvaru T, na kterém byly umístěny kalíšky s kartičkami (vlevo). Typy zobrazení stimulů na kartičkách (vpravo). Na každé kartičce byly z jedné strany stimuly prostředního sloupce a z druhé strany buď stimuly levého sloupce (u skupin 1 a 2) nebo stimuly pravého sloupce (u skupin 3 a 4). Převzato z Lazareva et al. (2004).

Kartičky byly barevně značené (červeně=A, žlutě=B, zeleně=C, modře=D nebo černě=E). Zespolu každé z nich byl kruh stejné barvy. Dvě kartičky byly položeny po jedné na dvou kalíšcích, z nichž pouze jeden obsahoval odměnu ve formě potravy. Podle toho, které stimuly byly odměňované (+) a neodměňované (–) byly označeny ve dvojicích jako A+, B–; B+, C–; C+, D–; D+, E–. Vrány byli rozděleny na čtyři skupiny po dvou podle typu vztahu mezi stimuly v řadě – stejná velikost kruhu s transitivní sérií A>B>C>D>E (skupina 1) nebo A<B<C<D<E (skupina 2) a různá velikost kruhu s transitivní sérií A>B>C>D>E (skupina 3) a A<B<C<D<E (skupina 4). Pokud pták zvolil

správnou odpověď, získal odměnu. Často pak ještě otočil druhou – nesprávnou kartičku (nebo ji otočil experimentátor). V případě špatné odpovědi byl tácek s kalíšky okamžitě natočen tak, aby pták na správnou odpověď nedosáhl. Experimentátor potom odkryl správnou kartičku, aby pták v kalíšku viděl odměnu a tvar stimulu, a odnesl tácek s kalíšky pryč. Pokud si pták třikrát za sebou vybral levou (či pravou) kartičku, musel opakovat pokus (tzv. „correction procedure“). V testovací fázi tato procedura nebyla využita. Trénink ve fázi 1 až 7 probíhal dokud nebylo dosaženo úspěšnosti 80 %. Ve fázi 1 ptáci rozlišovali stimuly A+ B–; ve fázi 2: B+ C–; ve fázi 3: A+ B– a B+ C–; ve fázi 4: C+ D–; ve fázi 5: A+ B–, B+ C– a C+ D–; ve fázi 6: D+ E–; ve fázi 7 všechny čtyři dvojice. K postoupení do testové fáze bylo nutné, aby stimul D nebyl znevýhodněn oproti stimulu B. Během tréninku byli ptáci (díky opakování pokusů) odměněni vícrát za otočení kartičky (stimulu) B než D. Aby nedošlo ke zkreslení následného testování (porovnání stimulu B a D), musely být ještě provedeny reversní tréninky. K tzv. BD testu se přistoupilo až poté, když byl poměr počtu odměňovaných stimulů ku neodměňovaným dvakrát větší u stimulu D, než u B. Tím se šance na odkrytí B i D vyrovnaly a ptáci se museli při rozhodování mezi stimulem B a D rozhodovat podle pořadí v transitivní sérii. Zvířata si skutečně vyberou B spíše než D, přestože se s touto kombinací nikdy nesešla.

Sezení byla šestkrát týdně. Počet tréninků za den závisel na úspěšnosti jedince. Celkem ptáci absolvovali průměrně 781 (skupina 1 a 2) a 727 (skupina 3 a 4) tréninků. Schopnost využívat tranzitivní inference prokázali jedinci ve všech tréninkových skupinách. Na tomto principu úlohy jsou založeny i ostatní podobné práce testující také holuby (Steiren et al., 1995; Siemann et al., 1996; Zorina et al., 1996; Weaver et al., 1997; Lazareva a Wasserman, 2006).

Následující studie porovnávají více druhů ptáků a výsledky zdůvodňují hypotézou o sociální komplexitě. Hovoří o souvislosti sociality a kognitivních schopností, kdy zvířata žijící ve velkých sociálních skupinách by měla vykazovat lepší kognitivní schopnosti než druhy jiné (Bond et al., 2010). Práce Bond et al. (2003) porovnávala vysoce sociální druh sojky modré (*Gymnorhinus cyanocephalus*) a relativně nesociální druh sojky západní (*Aphelocoma californica*). Úloha byla promítána na počítačovém monitoru. Úkolem bylo odhalit vzájemné vztahy mezi stimuly. Když  $A > B$  a  $B > C$ , tak správná odpověď je při zobrazení stimulů A a C, že  $A > C$  (podobně v Lazareva et al., 2004). Sojky modré se naučily odhadnout hierarchii mezi stimuly rychleji a přesněji než sojky západní. Potřebovaly k vyřešení úlohy 266 tréninků, zatímco sojky západní spotřebovaly k vyřešení úlohy více jak dvakrát tolik času (684 tréninků). Logickým závěrem by mohlo být

potvrzení hypotézy zmíněné výše. Obdobnou prací je Bond et al. (2010), která porovnává tytéž dva druhy sojek (sojka modrá *Gymnorhinus cyanocephalus*, sojka západní *Aphelocoma californica*) s ořešníky americkými (*Nucifraga columbiana*) a strakami modrými (*Cyanopica cyanus*) v podobné úloze. Nejlépe si vedly sojky modré, ořešníci a straky, kteří měli standardně v průběhu testování úspěšnost kolem 80 %, zatímco nejhůře si vedly sojky mexické s úspěšností kolem 60 %.

V úlohách pro testování TI byly testovány druhy z čeledí Phasianidae (kur domácí *Gallus gallus* f. *domestica* Hogue et al., 1996), Columbidae (holub domácí *Columba livia* f. *domestica* Steiren et al., 1995), Paridae (sýkora černošedá *Poecile atricapillus* Toth, 2010), *Corvidae* (Bond et al., 2010). Všechny testované druhy v úlohách uspěly. Kvůli dvěma odlišným metodikám nelze srovnávat úlohy na principu testování hierarchie (Hogue et al., 1996) s úlohami na principu rozeznávání nepřirodních stimulů (Bond et al., 2010). V prvním případě je řešena pouze otázka, zda používají daná zvířata TI, zatímco druhému principu jde nejen o poznání, zda jsou daná zvířata schopna používat TI, ale i o to, v jaké míře, za jak dlouho. Také je nutné vyloučit použití jiné strategie než je v TI dané. U holubů jsou výsledky v úlohách zatím sporné. Jednou možností je skutečné vyřešení úlohy pomocí TI (Wynne, 1997; Steiren et al., 1995), druhou možností je zapamatování si řazení stimulů v čase (Lazareva a Wasserman, 2006).

## **4. Teorie srovnávající kognitivní schopnosti ptáků se schopnostmi člověka**

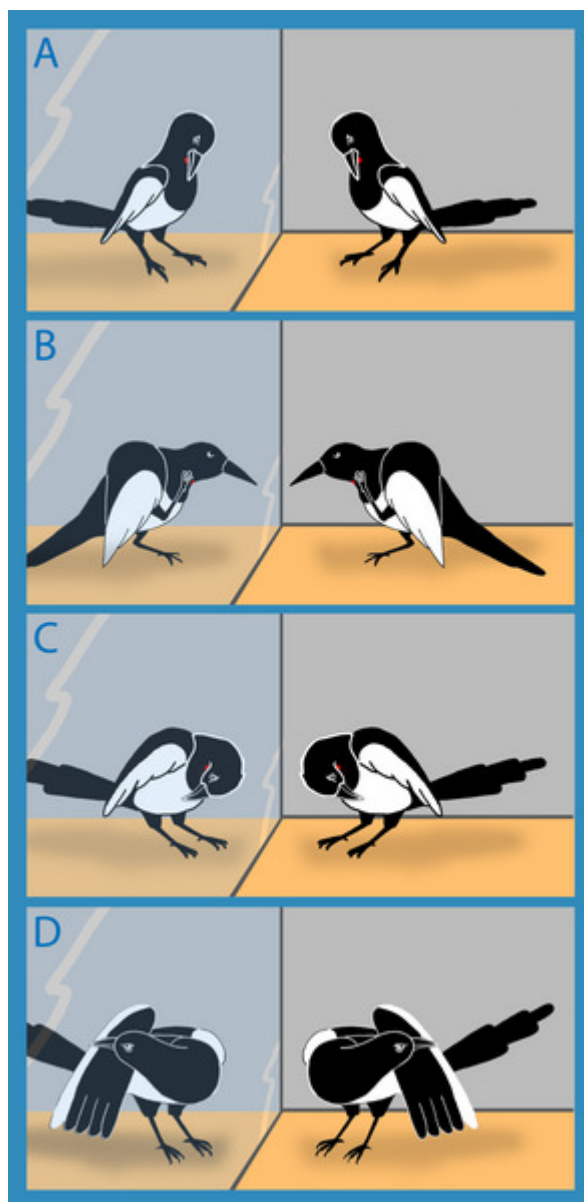
### **4.1 Koncept seberozpoznávání (self-recognition)**

Rozpoznávání sebe sama „self awareness“ od jiných příslušníků vlastního druhu (či jiných druhů) a popřípadě pokročilejší schopnost rozpoznávání sebe sama „self-consciousness“, o kterých se v poslední době v souvislosti s kognicí zvířat stále více uvažuje (Bekoff and Sherman, 2004; Bekoff and Allen, 2007; Prior et al., 2008), je bezesporu jednou z vlastností vyžadující vysokou míru abstraktního uvažování. Základní typ úlohy testující seberozpoznávání se týká rozlišení své vlastní postavy například v odrazu zrcadla. V přírodě to může být vodní hladina. Důležitý je odraz okamžitého chování, tj. pokud pták pohne křídlem, pohne se křídlo i v jeho odrazu. Testování této vlastnosti probíhá přes tzv. zradlový test sebeuvědomění, který vyvinul v roce 1970 Gordon G. Gallup při pokusech se šimpanzy. Zvíře se v bezvědomí označí na těle například nedráždivou barvou bez zápachu, na místě (tzn. na tváři), kam bez pomoci přímého pohledu do zrcadla nemůže vidět. Kontrolní značka je naopak na dostupné, ale při pohledu do zrcadla skryté části těla. Následně se sleduje, zda zvíře reaguje v souladu s tím, že si je vědomo toho, že testovací

barvivo se nachází na jeho těle, a zároveň nebere v úvahu kontrolní barviva. Takové chování může zahrnovat otáčení a ohýbání těla za účelem lepšího pohledu na značení na těle, případně dloubání značek končetinami při prohlížení v zrcadle. V zrcadle se poznají kromě šimpanzů (Gallup, 1970) také například delfíni (Reiss a Marino, 2001) či sloni (Plotnik et al., 2006) či některé druhy ptáků jako straky (Prior et al., 2008), holubi (Epstein et al., 1981) nebo papoušci (Pepperberg et al., 1995).

U ptáků bývá značka umístěna na hrdle. U holubů (*Columba livia f. domestica*) (Epstein et al., 1981) byla značka zároveň přikryta shora dalším papírkem v barvě peří. Papírek měl podobnou funkci jako černá značka u strak (viz níže), ale také znemožňoval zahlédnutí značky bez zrcadla. Všichni tři jedinci testem úspěšně prošli.

V práci (Prior et al., 2008) bylo testováno 5 strak obecných (*Pica Pica*) zahrnující samce i samice. Nejprve byly testovány v místnosti (4 x 4 m) se zrcadlem (55 x 40 cm), ve které se mohli volně pohybovat. Ptáci absolvovali pět sezení po 30 minutách. Dva ptáci vykazovali agresivní chování před zrcadlem, ostatní se pohybovali v místě před zrcadlem jen málo. V další fázi byli ptáci umístěni do klece se zrcadlem. Nejvíce stráveného času před zrcadlem v 5 sezeních po 20 minutách dosáhli dva jedinci v průměru 16 minut 44 sekund a 12 minut 53 sekund a jeden u zrcadla strávil zhruba polovinu této doby, tj. 6 minut a 11 sekund. Zbylí dva jedinci nejevili o zrcadlo zájem. Jeden z nich byl kvůli úplné neaktivitě vyřazen. U strak se před zrcadlem objevovaly prvky sociálního chování. Jedna straka (samec) ze zbylých čtyř na zrcadlo útočila a vyjadřovala vysokou míru agrese, kdy zaútočila na zrcadlo i pomocí nohou. Některé straky se od zrcadla oddalovaly a zase se k němu přibližovaly, jiné se otáčely k němu zády a několikrát se do něj zpětně podívaly, případně se snažily dívat i za zrcadlo. V následující fázi jim byla připevněna na krk nálepka v místě pod zobákem, kam si ptáci bez přímého pohledu nemohli vidět. Jedno sezení trvalo 20 minut. I tato fáze pokusu měla několik kroků. V prvním byli v kleci se zrcadlem a barevnou (žlutou či červenou) nálepkou, poté v kleci se zrcadlem a černou nálepkou, která nebyla na jejich peří téměř vidět, ve třetím kroku bylo zrcadlo nahrazeno nereflexivní plochou a opět strakám byla na krk dána barevná značka a v posledním kroku opět značka černá a opět nereflexivní plocha místo zrcadla. V souladu s předpokladem se straky snažily si intenzivně sundat barevnou nálepku z krku pouze v přítomnosti zrcadla (Obr.14) a na černou nálepku téměř nereagovaly.



*Obr.14 Základní druhy pohybů strak při sundávání značky z krku.*

Pokud barevnou značku straky za pomoci zrcadla odstranily, nepokračovaly už s chováním, jako je dosahování noh na krk či válení se po dně klece. Pouze jeden jedinec dosáhl 80 % aktivity, kdy si „snažil sundat nálepku“ z krku. Výsledky naznačují, že u strak došlo k rozpoznání své vlastní postavy a vlastních pohybů v zrcadle. Z průběhu sezení během celého pokusu vyplývá, že si zvíře musí nejprve na odrazovou plochu zvyknout, aby se snažilo pochopit, že jde jen o pouhý odraz. Metodu zvykání si na zrcadlo použili i ve studii s holuby (Toda a Watanabe, 2008). Straky v tomto designu pokusu díky kontrole s černou nálepkou nemusely být uspány podobně jako u holubů (Epstein et al., 1981), delfínů (Reiss a Marino, 2001) či slonů (Plotnik et al., 2006).

Složitějším typem je poznání se na videozáznamu, který má oproti zrcadlu zpoždění v určitém časovém intervalu. Například holub je schopen rozlišovat svůj vlastní obraz i z videozáznamu s 5–7 sekundovým zpožděním (Toda a Watanabe, 2008). Naproti tomu 3-leté dítě má potíže s pouhým 2-sekundovým zpožděním (Miyazaki a Hiraki, 2006).

#### **4.2 Epizodická paměť (episodic-like memory)**

Jedná se o schopnost uložení si informací o dané události a jejím vztahu k času a prostoru (Tulving, 1972).

Episodickou paměť u člověka není problém dokázat na základě osobní zkušenosti a schopnosti o ní mluvit (Tulving, 1993a; Suddendorf and Corballis, 1997), odráží se tak i na podobě mluveného či psaného jazyka. Například v anglickém jazyce jsou kromě základních tří (přítomného, minulého a budoucího) také časy, které vyjadřují přítomnost, minulost a budoucnost u každého ze základních časů. U zvířat však tento způsob dokazování zatím není možný. Clayton a Dickens (1998) začali hledat známky důkazů epizodické paměti i u zvířat. Základem epizodické paměti je vědět co se stalo, kde se to přihodilo a kdy – tzv. model „What-Where-When“ (Clayton et al., 2001).

První vzorovou studií byl pokus se sojkami křovinnými (*Aphelocoma coerulescens*) – Clayton a Dickens (1998). Sojky, které si ukládají potravu, si v případě dvou druhů potravy (oříšků a červů) musely pamatovat, jaký druh potravy umístily do skryše a kde se skryš nachází. U rychle se kazících červů je nutné si pamatovat i dobu jejich ukrytí. Zkažené červy už sojky nejí. Nejdříve experimentátoři nechali sojky ukryt oříšky do jedné poloviny aparatury (čas 0 hodin) a po 120 hodinách je nechali ukryt červy do druhé poloviny aparatury. Po 4 hodinách se uložení červi začínají kazit. Červi byli preferovnaou potravou oproti oříškům. V případě, že byli červi ukrytí 4 hodiny, sojky je preferenčně vyhledávaly. V opačném případě, kdy červi byli ukrytí 124 hodin a oříšky 4 hodiny, upřednostnily sojky oříšky. Vysvětlením je vědomí sojek o čase, po který byli červi schovaní a kde byli ukrytí.

Na přítomnost epizodické paměti byli z ptáků testováni: sojka křovinná *Aphelocoma coerulescens* (Clayton et al., 2001), straka obecná *Pica pica* (Kort and Clayton, 2006), sýkora černošedá *Poecile atricapillus* (Feeney et al., 2009), holub domácí *Columba livia f. domestica* (Salwiczek et al., 2010).

U všech byla prokázána schopnost epizodické paměti. Úspěšnost v úloze však může ovlivnit podoba testovací aparatury. V případě sýkor (Feeney et al., 2009) bylo nejprve použito obdobné testovací soustavy jako u sojek (Clayton a Dickens, 1998). Sýkory však

nacházely červy, i když už byli zkažení. Autoři vysvětlují neúspěšnost sýkor nepřírodným prostředím. Proto vytvořili novou aparaturu skládající se ze čtyř stromů s dírkami pro úschovu potravy a opakovaly pokus s nižšími retenční intervaly – z původních 3 hodin a 123 hodin snížili interval na 4 a 24 hodin. Sýkorky v této úloze uspěly.

Můžeme se setkat i s úlohami promítanými na monitoru (Skov-Rackette et al., 2006).

Podrobné informace o episodické paměti nejen u ptáků, ale i u jiných živočichů jsou sepsány v již obhájené práci M. Gálika (2011).

### **4.3 Koncept "theory of mind"**

„Theory of mind“ by se dalo přeložit jako „vím, co si myslíš“. Je to schopnost, která nám umožňuje ovlivnit chování druhých manipulací jejich přání. (Pearce, 2008). Důkazem této vlastnosti mohou být klamání a přisuzování znalosti („knowledge attribution“).

Příkladem je studie se sojkami západními (*Aphelocoma californica*) ukládajícími si potravu. (Dally et al., 2010). Sojky jsou známé vykrádáním si skrýší. Sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*), které se s vykrádáním již setkaly, dávají pozor, aby je nikdo při ukládání nepozoroval. Pokud zjistí, že byly pozorovány, potravu si přemístí jinam (Clayton et al., 2001). Proto při ukrývání potravy využívají různých bariér, za které se schovají, případně využívají stínů, nebo se vzdálí z dohledu možných lupičů. Své skrýše také strategicky neumísťují na jedno místo. Snižuje se tak riziko, že budou okradeny. Zatímco nezkušené sojky potravu nechávají schovanou na stejném místě.

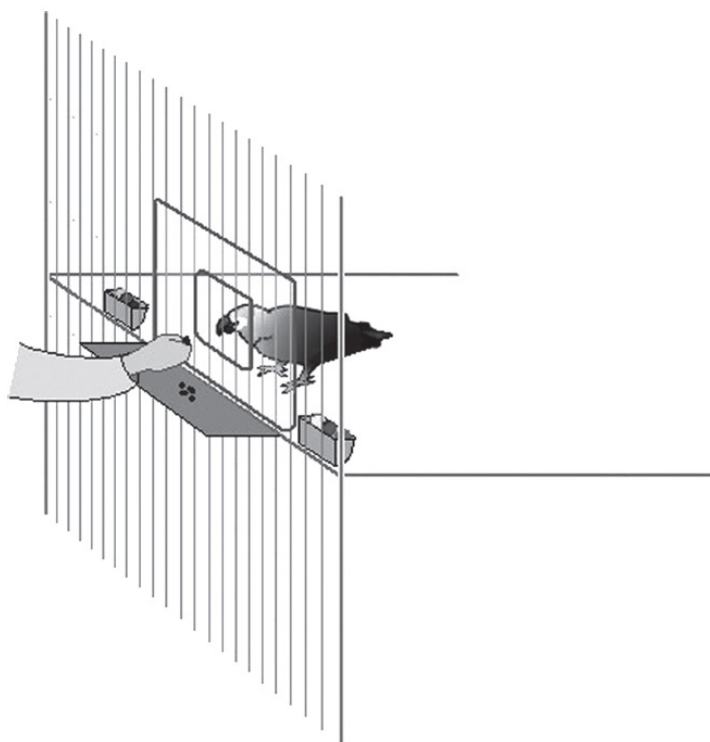
To svědčí podle autorů (Clayton et al., 2001; Dally et al., 2010) o tom, že zvíře si na základě vlastní zkušenosti vybaví (*episodic like memory*), že bylo okradeno a že by mohlo být okradeno znovu. Předpokládá tedy, že ho pozorující jedinec chce okrást – interpretuje tedy jeho záměry a odhaduje jeho budoucí chování (*theory of mind – já vím co si myslíš*) a pokouší se mu svým chováním předejít. Problémem těchto prací zůstává vždy nebezpečí přílišné antropomorfizace při interpretaci výsledků, jedinými faktory pod kontrolou (pozorovatelnými) jsou v tomto případě rozdílné zkušenosti sojek (navozené experimentálně) a výsledné chování zvířat, které interpretujeme. Sojky by se však vše mohly naučit a úlohu vyřešit i bez vzhledu do úmyslů pozorujícího zvířete. Výsledky tak řešení navrhované autory studií sice jednoznačně nedokazují, ale rozhodně mu v principu ani neodporují.

Premack a Woodruff v roce 1978 přišli s myšlenkou, zda nemohou mít šimpanzi schopnost theory of mind jako lidé. Většina studií se tak týká primátů (tamarín pinčí (*Saguinus*

*oedipus*), makak rhesus (*Macaca mulatta*), šimpanz učenlivý (*Pan troglodytes*) – Wood et al., 2007; Call et al., 2004. Všichni testovaní primáti prokázali schopnost theory of mind.

Dalšími studovanými zvířaty jsou ptáci. Patří mezi ně hlavně sojky západní *Aphelocoma californica* (Dally et al. 2010), sojky křovinné *Aphelocoma coerulescens* (Clayton a Emery, 2001; Emery a Clayton, 2004; Dally et al., 2006), které v úlohách založených na jejich schopnosti si vzájemně krást potravu také uspěly. Posledními testovanými ptáky jsou papoušci šedí *Psittacus erithacus* (Péron et al., 2010).

V pokusu s papouškou byli dva samci ve věku 4 a 6 let a jedna samice ve věku 6 let. Zkoumaní jedinci papouška šedého byli odchováni v zajetí. Byli chováni ve společné kleci, kde měli hodně hraček a několik bydel. Byli používáni v předchozích různých úlohách. Pokus se odehrával v jiné místnosti, kde byl stůl a hračky, na které byli zvyklí. Ptáci byli od experimentátora odděleni drátěným pletivem a průhlednou umělohmotnou deskou, ve které byl otvor na podávání odměny.



Obr.15 Pokusná aparatura v pokusu s papouškou šedými (*Psittacus erithacus*). Převzato z Péron et al. (2010)

Experimentátor během testování předváděl buď „šílensství“, „neschopnost“ nebo „neochotu“ dát papouškovi odměnu. Každé ze tří sezení proběhlo jiný den. Při každém sezení byla každá situace opakována dvakrát jinak s motivačními tréninky, ve kterých byla podávána papouškovi potrava.

Každý test trval 30 sekund, oproti primátům, kteří test ukončili svým odchodem. Striktní ukončení testu po 30 sekundách zvolili kvůli rozdílné aktivitě mezi primáty a papoušky. Papoušci byli schopni nehnutě stát na stejném místě po dlouhou dobu. Možnost svobodně odejít jim však ponechali. Po celou dobu testování papoušci viděli na semínka umístěná před deskou na straně experimentátora. Pokusy byly nahrávány pro další analýzu, při které se provedl rozbor chování papoušků.

Pořadí představení bylo pseudonáhodné a lišilo se u každého jedince i mezi sezeními. V prvním případě („šílenny“) si experimentátor hrál s uzávěry od lahví. Rukou pohyboval sem a tam v blízkosti semínek, ale nedotkl se jich. V druhém případě („neschopný“) se experimentátor snažil dát jedno semínko papouškovi skrz pletivo v místě, kde byla plastová deska a neustále pohyboval rukou mezi sebou a papouškem. V třetím případě („neochotný“) experimentátor držel semínko, rukou pohyboval mezi sebou a papouškem a semínko snědl. Při polykání semínka přeháněl a vydával zvuky spojené s polykáním. Nakonec si brumlal jak je to semínko dobré ustáleným výrazem „hum it's good“.

V podobných pokusech s dětmi (Behne et al., 2005), se děti většinu času dívaly s nezájmem pryč směrem od experimentátora podobně jako primáti, kteří opouštěli místnost (Call et al., 2004). Zatímco papoušci se většinou vydrželi dívat se zájmem na jednu věc, konkrétně semínka. Projevem nezájmu u papouška bylo otočení hlavy směrem od experimentátora. Při různých představeních papoušci reagovali různou měrou například kousáním do pletiva, otevřením zobáku či vřískáním. Nejvíce tahali za pletivo v případě, kdy experimentátor měl roli „neschopný“, při roli „neochotný“ otevírali zobák a vřískali. Rozdílné chování v odlišných situacích naznačuje, že papoušci umí rozlišit úmyslná jednání člověka používajícího podnětů pro určitý typ chování.

U šimpanzů (Call et al., 2004) ani kapucínků (Phillips et al., 2009) se neukázal signifikantní rozdíl mezi „neschopný“ a „neochotný“.

Úlohy mají specifickou metodu pro potvrzení různých částí theory of mind. Úlohy u ptáků jsou dvojího typu. První typem jsou úlohy testující theory of mind mezi jedinci stejného druhu (sojky), a druhým typem jsou úlohy, kdy pták rozlišuje úmyslná jednání člověka (papoušci).

## **5. Diskuze a závěr**

Při hledání významu slova abstrakce často narážíme na nepřiliš srozumitelné definice. Ale přesto se odvážím posoudit prostorové a neprostorové úlohy na základě míry

abstrakce, kterou jednotlivé typy úloh zahrnují či spíše vyžadují od zkoumaných subjektů. Vysoce abstraktní z hlediska náročnosti i bez jakéhokoli pohybu je kategorizace a s ní spojené jevy.

Za abstraktně nejnáročnější disciplínu považuji epizodickou paměť. Spojuje jak čas, tak i prostor a kategorizaci subjektu, kterého se vzpomínka týká. Na dalších stupíncích stojí kategorizace jako schopnost používaná prakticky neustále. Dále prostorová orientace, která je u ptáků mimořádně vyvinutá oproti například savcům. Nezbytnou roli však v živočišné říši mají schopnosti, které jsou nějakým způsobem spojeny ať přímo či nepřímo se socialitou případně mezidruhovými vztahy. Jde tedy zejména o úlohy testující „theory of mind“. Dále seberozpoznávání či transitivní inferenci. Nemyslím si, že počet zkoumaných druhů u každé z nabízených disciplín (a dalších, kterými jsem se ve své práci nezabývala) je ovlivněn náročností pro abstraktní či inteligenční kapacitu. Je to spíše pouze otázka času a možností.

Obvykle studovanou čeledí jsou Měkkozobí s nejobsazovanějším druhem holubem domácím. Při pokusech v radiálních bludištích byla testována také hrdlička chechtavá, která měla srovnatelné výsledky. Holub je člověku blízkým tvorem podobně jako často testované slepice, případně husy, které byly též využity v pokusech s venkovním typem radiálního bludiště. Druhy čeledi Krkavcovití jsou hojně využívány v prostorových i neprostorových studiích. Je to zřejmě dáno jejich schopností ukládat si potravu a jistou mírou sociality. Také se považují za vysoce inteligentní díky častým „výstřelkům“ jako je „pravé“ používání nástrojů, kdy používají nástroje k vyrobení nástroje jiného. Příkladem jsou Novokaledonské vrány (*Corvus moneduloides*) (Taylor a Hunt, 2007). Skutečně jsou úspěšnější v některých úlohách než holubi či jiné druhy ptáků – příkladem je seberozpoznávání či transitivní inference. Hojně testováni jsou také pěvci, jako jsou různé druhy sýkorek, strnadovci či zvonek zelený.

Důležité je však vědomí toho, že ne všichni testovaní jedinci zvládnou danou úlohu. Právě naopak. Často úlohu vyřeší pouze několik málo jedinců. U strak v úloze seberozpoznání uspěla uspokojivě pouze dvě zvířata z pěti. Příkladem jsou také úlohy na „theory of mind“, transitivní inferenci či složitější prostorové úlohy.

Při zkoumání porovnávání úloh prostorového a neprostorového typu jsem si uvědomila rozmanitou škálu typů úloh a rozdílnost jejich metodik. Navíc schopnosti ptáků a jejich přirozená inteligence nezáleží pouze na velikosti či vyspělosti mozku jako centrálního orgánu pro kognitivní činnost mnoha organismů, ale na mnoha dalších faktorech. Emery (2006) ve svém review podotýká: „Socialita, velká relativní velikost

předního mozku a dlouhá doba vývoje jsou předpoklady vyšší inteligence u ptáků stejně jako u savců. Nezanedbatelný podíl má i prostředí náročné na řešení ekologických problémů, ve kterém se druh vyskytuje.“

## Literatura:

- Aydin, A., & Pearce, J. M. . Prototype effects in categorization by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 1994, 20, 264–277.
- Astley, S. L., & Wasserman, E. A. Novelty and functional equivalence in superordinate categorization by pigeons. 1998 *Animal Learning & Behavior*, 26, 125–138
- Bhatt, R. S., Wasserman, E. A., Reynolds, W. F., Jr., & Knauss, K. S. (). Conceptual behavior in pigeons: Categorization of both familiar and novel examples from four classes of natural and artificial stimuli. 1988 *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 14, 219–234.
- Bennett, A.T.D. (1996). Do animals have cognitive maps? *J. Exp. Biol.*, 199, 219–224.
- Bingman, V. P. & Cheng, K. 2005. Mechanisms of animal global navigation: comparative perspectives and enduring challenges. *Ethology Ecology & Evolution*, 17, 295-318.
- Blaisdell, A.P., Cook, R.G. (2005). Integration of spatial maps in pigeons. *Anim. Cogn.*, 8, 7-16.
- Bond, A.B., Cook, R.G., Lamb, M.R. (1981). Spatial memory and performance of rats and pigeons in the radial-arm maze. *Anim. Learn. Behav.* 9, 575–580.
- Bovet, D., & Vauclair, J. (2000). Picture recognition in animals and humans. *Behavioural Brain Research*, 109, 143–165.
- Burgess, N., Jeffery, K. J., and O'Keefe, J. 1999. Hippocampal and parietal foundations of spatial cognition. Oxford University Press Oxf
- Cerella, J. (1977). Absence of perspective processing in the pigeon. *Pattern Recognition*, 9, 66-68.
- Cerella, J. (1979). The pigeon's analysis of pictures. *Pattern Recognition* ,12, 1-6.
- Cerella, J. (1986). Pigeons and perceptons. *Pattern Recognition*, 19, 431-438.
- Clayton NS, Dickinson A (1998) Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature* 395:272-274.
- Clayton NS, Dickinson A (1999) Memory for the content of caches by scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* 25:82-91.
- Clayton NS, Griffiths DP, Emery NJ, Dickinson A (2001a) Elements of episodic-like memory in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 356:1483-1491.
- Clayton NS, Russell J, Dickinson A (2009) Are Animals Stuck in Time or Are They Chronesthetic Creatures? *Topics in Cognitive Science* 1:59-71.
- Clayton NS, Yu KS, Dickinson A (2001b) Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) form integrated memories of the multiple features of caching episodes. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* 27:17-29.
- Colombo, M. , Broadbent, N. (2000). Is the avian hippocampus a functional homologue of
- Delius, J.D. , Nowak B. (1982). Visual Symmetry Recognition by Pigeons. *Psychol. Res.*, 44, 199-212.
- Delius, J. D. (1992). Categorical discrimination of objects and pictures by pigeons. *Animal*

- Delius, J. D., Jitsumori, M., & Siemann, M. (2000). Stimulus equivalences through discrimination reversals. In C. Heyes & L. Huber (Eds.), *The evolution of cognition* (pp. 103–122). Cambridge, MA: MIT Press.
- Learning & Behavior, 20, 301-311.
- Emery NJ, Clayton NS (2001) Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature* 414:443-446.
- Feeney MC, Roberts WA, Sherry DF (2009) Memory for what, where, and when in the black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*). *Animal Cognition* 12:767-777
- Galef, B. G., Jr. & White, D. J. (1998). Mate-choice copying in the Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behavior*, 55, 545-552.
- Gallistel, C.R. (1989). Animal cognition: The representation of space, time and number. *Ann. Rev. Psychol.*, 40, 155-189.
- Gallistel, C. R. (1990) *The Organization of Learning*, Cambridge, MIT Press, 650 stran
- Gálik, M. (2011) Epizodická pamäť u zvierat. Bakalárska práca. Univerzita Karlova v Praze
- Gould-Beierle, K., Kamil, A.C. (1998). Use of landmarks in three species of food-storing corvids. *Ethology*, 104, 361–378.
- Herrnstein, R. J. (1990). Levels of stimulus control: A functional approach. *Cognition*, 37, 133–166.
- Herrnstein, R. J., & Loveland, D. H. (1964). Komplex visual concept in the pigeon. *Science*, 146, 549–551.
- Honig, W. K., & Urciuoli, P. J. (1981). The legacy of Guttman and Kalish (1956): 25 Years of research on stimulus generalization. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 6, 405–445.
- Hough, G.E., Bingman, V.P. (2004). Spatial response properties of homing pigeon hippocampal neurons: correlations with goal locations, movement between goals, and environmental context in a radial-arm arena. *J. Comp. Physiol. A*, 190, 1047-1062.
- Hough, G.E., Bingman, V.P. (2008). Rotation of visual landmark cues influences the spatial response profile of hippocampal neurons in freely-moving homing pigeons. *Behav. Brain Res.*, 187, 473–477.
- Huber, L. (2001). Visual categorization in pigeons. In R. G. Cook (Ed.), *Avian visual cognition*. On-line: <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/>.
- Huber, L and Aust, U (2006): A Modified Feature Theory as an Account of Pigeon Visual Categorization. In Zentall and Wasserman (Eds): *Comparative cognition : experimental explorations of animal intelligence*. Oxford University Press New York, p.335
- Hurly, A.T., Healy, S.D. (1996). Memory for flowers in rufous hummingbirds: location or local visual cues? *Anim. Behav.*, 51(5), 1149-1157.
- Cheng, K., Newcombe, N.S. (2005). Is there a geometric module for spatial orientation ? Squaring theory and evidence. *Psychon. Bull. Rev.*, 12, 1-23.
- Cheng, K., Spetch, M.L. (1995). Stimulus control in the use of landmarks by pigeons in a touch-screen task. *J. Exp. Anal. Behav.*, 63, 187–201.
- Cheng, K., Newcombe, N.S. (2005). Is there a geometric module for spatial orientation ? Squaring theory and evidence. *Psychon. Bull. Rev.*, 12, 1-23.
- Cheng, K., Spetch, M.L. (1995). Stimulus control in the use of landmarks by pigeons in a touch-screen task. *J. Exp. Anal. Behav.*, 63, 187–201.
- the mammalian hippocampus? *Neurosci. Biobehav. R.*, 24, 465–484.
- Jeffery, K.J. (2003). *The neurobiology of spatial behaviour*. Oxford University Press., Oxford, 274-294 str.
- Kamil, A.C., Jones, J.E. (1997). The seed-storing corvid Clark's nutcracker learns

- geometric relationships among landmarks. *Nature*, 390, 276-279.
- Kelly, D.M., Spetch, M.L. (2001). Pigeons encode relative geometry. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 27, 417–422.
- Kelly, D.M., Spetch, M.L. (2004). Reorientation in a two-dimensional environment: II. Do pigeons (*Columba livia*) encode the featural and geometric properties of a two dimensional schematic of a room? *J. Comp. Psychol.*, 118, 384–395.
- Kelly, D.M., Spetch, M.L., Heth, C.D. (1998). Pigeons' (*Columba livia*) encoding of geometric and featural properties of a spatial environment. *J. Comp. Psychol.*, 112(3), 259-269.
- Kirkpatrick-Steger, K., Wasserman, E. A., & Biederman, I. (1996). Effects of spatial rearrangement of object components on picture recognition in pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 65, 465–475.
- Kirkpatrick-Steger, K., Wasserman, E. A., & Biederman, I. (1998). Effects of geon deletion, scrambling, and movement on picture recognition in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 24, 34–46.
- Legge, E.L.G, Spetch M.L., Batty, E.R. (2009). Pigeon's (*Columba livia*) hierarchical organization of local and global cues in touch screen tasks. *Behav. Process.*, 80, 128-139.
- Lipp, H.P., Vyssotski, A.L., Wolfer, D.P., Renaudineau, S., Savini, M., Tröster, G., Dell' Omo, G. (2004). Pigeon homing along highways and exits. *Curr. Biol.*, 14, 1239–1249.
- Lubow, R. E. (1974). Higher-order concept formation in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 21, 475–483
- Mackintosh, N. J. (2000). Abstraction and discrimination. In C. Heyes & L. Huber (Eds.), *Evolution of cognition* (pp. 123–141). Cambridge, MA: MIT Press
- Matsukawa, A., Inoue, S., & Jitsumori, M. (2004). Pigeon's recognition of cartoons: effects of fragmentation, scrambling, and deletion of elements. *Behavioural Processes*, 65, 25-34.
- Mittelstaedt, M. L. & Glasauer, S. 1991. Idiothetic navigation in gerbils and humans. *Zoologische Jahrbucher-Abteilung Fur Allgemeine Zoologie Und Physiologie Der Tiere*, 95, 427-435.
- Mittelstaedt, M. L. & Mittelstaedt, H. 1980. Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*, 67, 566-567.
- Medin, D. L. (1989). Concepts and conceptual structure. *American Psychologist*, 44, 1469–1481.
- Miyata, H., Fujita K. (2008). Pigeons (*Columba livia*) plan future moves on computerized maze tasks. *Anim. Cogn.*, 11, 505–516.
- Mostofsky, D. (1965). *Stimulus generalization*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- Morris, R.G.M. (2001). Episodic-like memory in animals: psychological criteria, neural mechanisms and the value of episodic-like tasks to investigate animal models of neurodegenerative disease. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 356, 1453-1465
- O'Keefe, J., Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*, Oxford University Press, USA, 584 str.
- Olson, D.J., Maki, W.S. (1983). Characteristics of spatial memory in pigeons. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 9, 266–280.
- Pearce, J. M. (1994). Discrimination and categorization. In N. J. Mackintosh (Ed.), *Animal learning and cognition*, 9, 109-134.
- Plháčová, A. Učebnice obecné psychologie. nakl. Academia, Praha : 2004
- Premack, D. Animal cognition. *Annual Review of Psychology*. 1983, vol. 34, s. 351–362

- Prior, H., Lingenauber, F., Nitschke, J. & Gunturkun, O. 2002. Orientation and lateralized cue use in pigeons navigating a large indoor environment. *Journal of Experimental Biology*, 205, 1795-1805
- Roberts, W.A., Van Veldhuizen, N. (1985). Spatial memory in pigeons on the radial maze. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 11, 241–260.
- Sharp, D. Slovník základních pojmů psychologie C.G.Junga, nakl. Tomáše Janečka, Brno 2005
- Shettleworth, S. J. (1998): Cognition, evolution, and behavior. New York: Oxford University Press.
- Siegel, R. K., & Honig, W. K. (1970). Pigeon concept formation: successive and simultaneous acquisition. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 13, 385-390.
- Spetch, M.L., Edwards, C.A. (1986). Spatial memory in pigeons (*Columba livia*) in an open-field feeding environment. *J. Comp. Psychol.*, 100, 266–278.
- Spetch, M.L., Edwards, C.A. (1988). Pigeons', *Columba livia*, use of global and local cues for spatial memory. *Anim. Behav.*, 36, 293–296.
- Spetch, M. L., & Friedman, A. (2006). Pigeons see correspondence between objects and their pictures. *Psychological Science*, 17, 966-972.
- Spetch, M.L., Honig, W.K. (1988). Characteristics of pigeons' spatial working memory in an open-field task. *Anim. Learn. Behav.*, 16, 123–131.
- Spetch, M.L., Mondloch, M.V. (1993). Control of pigeons' spatial search by graphic landmarks in a touch-screen task. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 19, 353–372.
- Spetch, M.L., Wilkie, D.M. (1994). Pigeons' use of landmarks presented in digitized images. *Learn. Motiv.*, 25, 245–275.
- Spetch, M.L., Cheng, K., MacDonald, S.E. (1996). Learning the configuration of a landmark array: I. Touch-screen studies with pigeons and humans. *J. Comp. Psychol.*, 110, 55–68.
- Spetch, M.L., Cheng, K., Mondloch, M.V. (1992). Landmark use by pigeons in a touchscreen spatial search task. *Anim. Learn. Behav.*, 20, 281–292.
- Štorchová, Z. (2010) Kognitivní funkce ptáků, založené na abstraktních zrakových stimulech. Diplomová práce. Universita Karlova v Praha
- Stuchlík, A. (2003). Prostor a prostorová orientace., Česká Fyziologie.
- Toda, K., Watanabe, S. (2008). Discrimination of moving images of self by pigeons (*Columba livia*). *Anim. Cogn.*, 11(4), 699-705.
- Tolman E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55(4), 189–208.
- Tulving E (1972). Episodic and semantic memory. In Tulving & Donaldson (Eds.), *Organization of Memory* (pp.382-402). New York, NY: Academic Press.
- Vallortigara, G., Regolin, R., Marconato, F. (2005). Visually inexperienced chicks exhibit spontaneous preference for biological motion patterns. *PLoS Biol.*, 3(7), e208.
- Vallortigara, G., Zanforlin, M., Pasti, G. (1990). Geometric modules in animal's spatial representations: a test with chicks (*Gallus gallus domesticus*). *J. Comp. Psychol.*, 104(3), 248-254.
- Vysotski, A.L., Dell'Omo, G., Dell'Ariceia, G., Abramchuk, A.N., Serkov A.N., Latanov, A.V., Loizzo, A., Wolfer, D.P., Lipp, H.P. (2009). EEG responses to visual landmarks in flying pigeons. *Curr. Biol.*, 19, 1159-1166.
- Wasserman, E. A., Kiedinger, R. E., & Bhatt, R. S. (1988). Conceptual behavior in pigeons: Categories, subcategories, and pseudocategories. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 14, 235–246.

- Wasserman, E. A., Kirkpatrick-Steger, K., Van Hamme, L. J., & Biederman, I. (1993). Pigeons are sensitive to the spatial organization of complex visual stimuli. *Psychological Science*, 4, 336–341
- Watanabe, S. (2001). Van Gogh, Chagall and pigeons: picture discrimination in pigeons and humans. *Anim. Cogn.*, 4, 147-151.
- Weisman, R. G., & Spetch, M. L. (2010). Determining when birds perceive correspondence between pictures and objects: a critique. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 5, 117-131.
- Wiltschko, W., Wiltschko R. (2002). Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften*, 89(10), 445-452.
- Wiltschko, R., Wiltschko, W. (2003). Avian navigation: from historical to modern concepts. *Anim. Behav.*, 65, 257–272.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R. (2005). Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *J. Comp. Physiol. A*, 191, 675–693.
- Xia, L., Siemann, M., Delius, J.D. (2000). Matching of numerical symbols with number of responses by pigeons. *Anim. Cogn.*, 3, 35-43.