

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie

Kognitivní funkce ptáků, založené na abstraktních zrakových stimulech

**(Cognitive functions of birds based on abstract
visual stimuli)**

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Eva Landová, Ph.D

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

Autor práce: Bc. Zuzana Štorchová

2010

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma Kognitivní funkce ptáků založené na abstraktních zrakových stimulech (Cognitive functions of birds based on abstract visual stimuli) vypracovala samostatně a použila jen pramenů, které cituji a uvádím v přiložené bibliografii.

V Praze, dne Podpis autora práce

PODĚKOVÁNÍ

Děkuji své školitelce Mgr. Evě Landové a konzultantce RNDr. et PhDr. Tereze Nekovářové za motivující přístup a ochotu vždy poradit. Dále děkuji Mgr. Martinu Strnadovi a Ivetě Jánské za pomoc s tréninkem holubů. Mé poděkování patří také manželům Adeltovým za pomoc s péčí o pokusné ptáky a MUDr.Mgr. Danielu Klementovi za cenné připomínky k statistickému zpracování dat.

Abstrakt

Prostorová orientace holubů na malé škále byla intenzivně studována v pokusech, využívajících různých typů arén či bludišť. V těchto experimentech holubi většinou hledali potravu ukrytou v cílovém místě a orientovali se podle poskytnutých orientačních bodů. Rozvoj nových technologií umožnil testovat prostorovou kognici holubů také ve virtuálních úlohách, založených pouze na schematické znázornění arény nebo bludiště na dotykové obrazovce. V experimentech tohoto typu holub označuje cíl klovnutím a je odměněn potravou z krmítka, umístěného v blízkosti monitoru. Studie, prezentovaná v této diplomové práci, byla založena na kombinaci obou typů prostorových úloh. Klíčová informace pro nalezení cíle byla holubům promítána na monitoru počítače v podobě grafického stimulu, avšak cílem samotným byl jeden ze 4 otvorů v rozích průhledné obdélníkové desky, umístěné před monitorem. Experiment s podobným návrhem ve studiu prostorové kognice holubů dosud nebyl publikován. Testovány byly dva typy abstraktních grafických stimulů. První z nich poskytoval prostorovou informaci o umístění cíle a měl podobu malého obdélníkového rámečku s bílým bodem vždy v jednom z svých rohů. Rámeček představoval prostor odpověďové desky, bílý bod pak pozici cílového otvoru. Druhý stimul neobsahoval implicitní prostorovou informaci o umístění cíle. Měl podobu 4 barevných tvarů, z nichž každý symbolizoval jeden odpověďový otvor. Tvary byly promítány jednotlivě. Z dosažených výsledků vyplývá, že holubi dovedou využívat oba typy abstraktních vizuálních stimulů, prezentovaných ve virtuální podobě, k prostorovým rozhodnutím v reálném prostředí.

Klíčová slova: holub; prostorová kognice; abstraktní vizuální stimuly; dotyková obrazovka

Abstract

Spatial orientation of pigeons on a small scale was intensively studied in experiments using various types of arenas or mazes. In these experiments pigeons usually searched for food hidden in the goal area and they based their orientation on available landmarks. The development of new technologies allowed to test spatial cognition of pigeons also in virtual tasks, based exclusively on a schematic representation of an arena or maze on a touch screen. In experiments of this type pigeon marks the goal by pecking and it is rewarded by food from a feeder, located near the monitor. Study presented in this diploma thesis was based on combination of both types of spatial tasks. The information crucial for locating the goal was presented to pigeons on a computer screen in form of graphic stimuli, whereas the goal itself was formed by one of the 4 holes in corners of a transparent rectangular desk, standing in front of the monitor. Experiment with similar design was not yet published in the study of spatial cognition of pigeons. Two types of abstract graphic stimuli were tested. The first stimuli provided a spatial information about the location of a goal and had a form of small rectangular frame with a white spot in one of its corners. The frame represented the space of the response desk and the white spot represented the position of the rewarded hole. The second stimuli did not contain any implicit spatial information about the location of the goal. It had a form of 4 colored shapes. Each of the shapes symbolized one response hole. The shapes were presented individually. The results indicate, that pigeons are able to use both types of abstract visual stimuli, presented as virtual patterns, for spatial decisions in a real space.

Keywords: pigeons; spatial cognition; abstract visual stimuli; touch-screen

Obsah

1. Úvod	1
2. Neurální základ prostorové orientace.....	3
3. Zrak a zpracování vizuálních vjemů	6
4. Globální navigace.....	8
5. Lokální navigace	11
5.1. Experimenty v reálném prostoru.....	12
5.2. Experimenty ve virtuálním prostoru	15
5.3. Srovnání vybraných kognitivních úloh a úloh testovaných v této práci.....	18
6. Operantní podmiňování a jeho využití v kognitivním testování holubů ..	19
7. Prostorová rozhodnutí na základě abstraktních zrakových stimulů.....	21
7.1. Schéma pokusu	21
7.2. Pokusní jedinci.....	23
7.3. Aparatura	23
7.4. Pretrénink.....	25
7.4.1. <u>METODIKA</u>	25
7.4.2. <u>POKUSNÍ JEDINCI</u>	25
7.4.3. <u>VÝSLEDKY</u>	26
7.4.4. <u>DISKUZE</u>	28
7.5. Trénink.....	28
7.5.1. <u>METODIKA</u>	28
7.5.2. <u>POKUSNÍ JEDINCI</u>	30
7.5.3. <u>VÝSLEDKY</u>	31
7.5.4. <u>DISKUZE</u>	34
7.6. První fáze testování.....	36
7.6.1. <u>METODIKA</u>	36
7.6.2. <u>POKUSNÍ JEDINCI</u>	37
7.6.3. <u>VÝSLEDKY</u>	37
7.6.4. <u>DISKUZE</u>	39
7.7. Mezikrok.....	40
7.7.1. <u>METODIKA</u>	40
7.7.2. <u>POKUSNÍ JEDINCI</u>	40
7.7.3. <u>VÝSLEDKY</u>	41
7.7.4. <u>DISKUZE</u>	43
7.8. Druhá fáze testování	44
7.8.1. <u>METODIKA</u>	44
7.8.2. <u>POKUSNÍ JEDINCI</u>	45

7.8.3.	<u>VÝSLEDKY</u>	45
7.8.4.	<u>DISKUZE</u>	48
7.8.5.	<u>ANALÝZA CHYB</u>	49
7.9.	Testování manipulovaných stimulů	51
7.9.1.	<u>METODIKA</u>	51
7.9.2.	<u>POKUSNÍ JEDINCI</u>	52
7.9.3.	<u>VÝSLEDKY</u>	53
7.9.4.	<u>DISKUZE</u>	56
7.10.	Další možnosti manipulace stimulů	58
7.10.1.	<u>METODIKA</u>	58
7.10.2.	<u>POKUSNÍ JEDINCI</u>	58
7.10.3.	<u>VÝSLEDKY</u>	59
7.10.4.	<u>DISKUZE</u>	59
7.11.	Souhrnné grafy úspěšnosti holubic 852, 881 a 3985 v jednotlivých fázích pokusu.....	60
7.12.	Závěr	62
8.	Test spontánní preference barev.....	64
9.	Seznam literatury.....	68

1. Úvod

Prostorová orientace má v životě živočichů zásadní význam. Umožňuje jim efektivně se pohybovat prostředím, vyhledávat potravní zdroje a sexuální partnery i ukrývat se před predátory. Úzce souvisí s dlouhodobou pamětí, která je nezbytná pro ukládání a opětovné využití informací o okolním prostoru. Schopnost rychle nalézt nejkratší trasy ve svém domovském okrsku mají i bezobratlí živočichové, např. mravenci (Wehner and Räber 1979) a včely (Menzel et al. 1998), u kterých bychom jinak nepředpokládali rozvinuté kognitivní schopnosti. Tento fakt svědčí o velkém selekčním tlaku, který působí na schopnost efektivní navigace prostředím. Dovednost či naopak neschopnost nalézt správnou cestu i bez mapy a GPS pomůcek ovlivňuje náš každodenní život. Je proto v našem zájmu porozumět principům, na kterých je prostorová orientace živočichů založena.

Prostorovou navigaci můžeme rozdělit podle jejího měřítka na globální a lokální. Zatímco globální navigace se týká jen omezeného počtu druhů, které během svého života cestují na velké vzdálenosti, lokální navigace je důležitá pro většinu živočichů včetně člověka. Lokální prostorová kognice je již dlouhou dobu intenzivně zkoumána u potkanů. Ptáci však mohou být v některých ohledech lepším modelem srovnávacích studií, protože se stejně jako lidé řídí především vizuálně a je pro ně přirozené pohybovat se v otevřeném prostoru.

Holubi domácí (*Columba livia*) lidi odpradáвна fascinovali svou schopností vrátit se do domovského místa ze vzdáleného neznámého místa. Souběžně se studiem mechanismu dálkové navigace holubů se zájem vědců postupně soustředil i na testování jejich lokální navigace v laboratorních podmínkách. Rozvoj nových technologií umožnil využívat nejen různé typy bludišť a arén zbudovaných na ploše laboratoře, ale i virtuální prostor dotykové obrazovky. Dotykový monitor přináší mnoho nepopíratelných výhod, je však nutné v tomto případě vzít v úvahu i fyziologii holubího vidění a zabývat se způsobem, jakým holub promítaný obraz vnímá. V každém případě jde však o jedinečný nástroj pro studium orientačních vodítek („orientational cues“), klíčových vizuálních informacích, na kterých holubi zakládají svá prostorová rozhodnutí, a které jsou i tématem této studie.

Mezi cíle této diplomové práce patří: a) shrnout dosavadní poznatky o prostorové orientaci holubů a jejím neurálním základu, s důrazem na lokální orientaci, b) zjistit, zda holubi dovedou využít abstraktní vizuální stimuly pro svá prostorová rozhodnutí v reálném

prostředí, c) rozhodnout, zda jsou holubi schopni nalézt cíl snadněji na základě stimulů, které obsahují pouze informaci o umístění cíle v rámci vymezeného prostoru, či na základě stimulů bez implicitní prostorové informace, avšak umožňujících asociaci s hledaným cílem, d) ověřit, kterými vlastnostmi stimulu se holubi při orientaci preferenčně řídí, e) srovnat výsledky zaznamenané u holubů s výsledky, kterých ve stejných úlohách dosáhli potkani a makaci.

2. Neurální základ prostorové orientace

Jednou z klíčových struktur pro prostorovou kognici u ptáků i savců je hippocampus (Colombo and Broadbent 2000, Jeffery 2003). Hraje také důležitou roli při formování dlouhodobých paměťových stop a epizodické paměti u lidí, resp. „episodic-like memory“ u ptáků (Morris 2001). Kromě této funkční shody má u obou skupin i shodný ontogenetický původ, vyvíjí se ze stejné části mediálního pallida. Obdobné je i nervové zapojení a přítomné neurotransmitery a neuropeptidy. Z těchto důvodů je ptačí hippocampus považován za homologní strukturu k savčímu hippocampu (Kuhlenbeck 1938, Colombo and Broadbent 2000), od něhož se však liší v několika ohledech, které odráží celkově rozdílný vývoj i morfologii ptačího mozku. Hippocampus a na něj navazující parahippocampální oblast je u ptáků umístěna v dorsomediální části koncového mozku a postrádá části s laminární strukturou, jako je savčí gyrus dentatus (DG) a cornu ammonis (CA). Od savčího hippocampu se dále liší nepřítomností hilu a postkomisurální klenby, které jsou pravděpodobně nahrazeny analogickými strukturami (Colombo and Broadbent 2000).

Některé hippocampální neurony, tzv. „place cells“ (místní buňky), vykazují „místně specifickou aktivitu“, což znamená, že daná populace místních buněk je aktivní v momentě, kdy se zvíře nachází v konkrétním místě prostoru. Tyto neurony byly poprvé popsány u potkanů (O'Keefe and Dostrovsky 1971) a byly prvním přímým dokladem o významu hippocampu pro prostorovou orientaci. Teprve později byly neurony s analogickou aktivací objeveny i u holubů (*Columba livia*). Hough and Bingman (2004) sledovali mozkovou aktivitu holubů, hledajících místa, kde byla v otevřené aréně ukrytá potrava. Podle frekvencí, se kterými byly neurony aktivní, byli schopni rozdělit tyto ptačí place cells do několika kategorií. 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.

Objev place cells u potkanů vedl O'Keefe a Nadel (1978) k rozvinutí hypotézy kognitivní mapy. Tento termín poprvé použil Tolman již v roce 1948 k popsání vnitřní reprezentace prostředí, která zahrnuje trasy a prostorové vztahy mezi objekty a umožňuje zvířeti vytvářet nové zkratky. Kognitivní mapa se vytváří během exploračního prostředí a je motivována pouhou zvědavostí (Tolman 1948). O'Keefe a Nadel (1978) odlišili navigaci

podle kognitivní mapy („locale navigation“ či „cognitive mapping“) od navigace pomocí série orientačních bodů („taxon navigation“). V prvním případě se zvíře řídí celkovým uskupením orientačních bodů a dokáže určit prostorové vztahy mezi nimi. Při druhém způsobu navigace zvíře používá pouze jednotlivé orientační body jako signály pro další směr pohybu. Podle Gallistela (1989) je kognitivní mapa jakákoliv vnitřní reprezentace uspořádání okolního prostředí, která jedinci umožňuje efektivní orientaci. Jedním z kritiků teorie kognitivní mapy je Bennett (1996), který zastává názor, že koncept kognitivní mapy nebyl přesvědčivě prokázán a tvorbu zkratk lze vysvětlit jednodušeji. S navigací úzce souvisí různé vnímání prostoru. Při egocentrické percepci jedinec posuzuje prostorové vztahy mezi objekty na základě své vlastní polohy vůči nim. Naopak při allocentrickém přístupu zvíře vnímá prostorové uspořádání prostředí bez ohledu na svou vlastní pozici (Jeffery 2003).

Holubi (*Columba livia*) byli od počátku studia ptačího hippocampu nejčastějšími objekty experimentálních lézí. Bylo to nejen pro jejich tradiční roli v laboratorním výzkumu, ale i proto, že u těchto ptáků je relativně snadné provést lézi a je zde malé riziko poškození okolní tkáně (Colombo and Broadbent 2000). Nejvíce studií bylo publikováno o úloze hippocampu při navigaci na dlouhé vzdálenosti. 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 vypuštěným v blízkosti domova také trval návrat déle, než kontrolním jedincům a jejich let měl méně přímou trajektorii (Bingman et al. 1984). Je pravděpodobné, že poškození hippocampu znemožňuje navigaci podle orientačních bodů, která je důležitá právě v blízkosti domovského místa (Bingman and Mench 1990).

Holubi s lézí hippocampu měli rovněž zhoršenou schopnost nalézt cíl v suché verzi Morrisova bludiště. Ukázalo se však, že dosahovali stejné úspěšnosti jako kontrolní jedinci, pokud mohli využít poskytnutého přímého vizuálního vodítka (Fremouw et al. 1997). Tento závěr je podpořen výsledky studie, kterou provedl Vargas a kolegové (2004). V laboratorních podmínkách se prokázalo, že holubi s poškozeným hippocampem nedokáží využít geometrickou informaci, ale zůstává jim schopnost orientovat se podle

vlastností jednotlivých orientačních bodů. Je otázkou, do jaké míry je hippocampus odpovědný za zpracování vizuální informace. V testu, založeném na rozpoznání stimulů shodných se vzorem („matching-to-sample task“), dosahovali holubi s bilaterálně poškozeným hippocampem stejných výsledků jako kontrolní jedinci. Pokud byl však prodloužen časový interval mezi promítanými stimuly („delayed matching-to-sample task“), dosahovali holubi s lézemi signifikantně horších výsledků. Zatímco percepce a obecné kognitivní schopnosti zůstaly zachovány, poškozena byla pracovní paměť pro vizuální informaci (Sahgal 1984).

Také poznatky z oblasti morfologie poukazují na zásadní roli hippocampu v prostorové orientaci holubů. Hippocampus poštovních holubů je podstatně větší než hippocampus jejich divokého předka, holuba skalního. Tento rozdíl odráží dokonalejší navigační schopnosti poštovních holubů, které jsou zřejmě důsledkem dlouhodobé umělé selekce na schopnost prostorové orientace (Rèhkamper et al. 2008). Stejně tak mnoho ptačích druhů, které si ukládají potravní zásoby a jejich rozmístění si musí pamatovat („food-storing birds“), má relativně větší hippocampus, než druhy, které zásoby neukládají (Otter 2007). Hippocampus je také struktura velmi plastická. Cnotka et al. (2008) ukázali, že holubi, kteří měli možnost volného pohybu po okolí, měli o 11.2 % větší hippocampus oproti jedincům, kteří byli uzavřeni v holubníku. Ještě více dokladů o plasticitě hippocampu najdeme u ptáků ukládajících potravní zásoby. Sýkory černošedé (*Poecile atricapillus*) vykazovaly změny objemu hippocampu v průběhu roku (Smulders et al. 2000) a u sýkor babek (*Poecile palustris*) byly zaznamenány změny v závislosti na intenzitě ukládání potravy (Clayton and Krebs 1994). V přírodních podmínkách existují i rozdíly mezi populacemi jednoho druhu. Sýkory černošedé (*Poecile atricapillus*) z Colorada, kde jsou celoročně dostupné potravní zdroje, si ukládaly méně zásob a měly v průměru menší hippocampus, než jejich příbuzné na Aljašce (Pravosudov and Clayton 2002).

Teprve v nedávné době byla u holubů doložena funkční lateralizace hippocampu. Levá polovina hippocampu má pravděpodobně zásadní úlohu při vytváření navigační mapy, zatímco obě poloviny hippocampu zároveň se podílí na navigaci v malém měřítku využívající orientační body (Gagliardo et al. 2001b). Hypotéza lateralizace je dále podpořena rozdílem v typu place cells. Zatímco location cells se nacházejí v obou polovinách hippocampu, path cells jsou pouze v levé polovině hippocampu (Hough and Bingman 2008).

3. Zrak a zpracování vizuálních vjemů

Holubi, stejně jako většina ptáků, patří mezi živočichy řídicí se převážně zrakem. Při testování jejich prostorové kognice, a zejména pak v pokusech založených na promítání úloh v grafické podobě na obrazovce počítače, je nutné vzít v úvahu specifika holubího zrakového vnímání.

Holubí oko je na průřezu asymetrické a má plochý, terčovitý tvar (obr. 1). Tento typ oka je typický pro mnoho suchozemských ptáků s denní aktivitou a najdeme ho také např. u pěvců či papoušků (Veselovský 2001). Oko holuba vyplňuje zcela orbitu a je schopno jen minimální rotace směrem ke špičce zobáku. Zaostřování se účastní jak rohovka, tak čočka, které pomocí okohybných svalů mění svůj tvar (Gundlach et al. 1945). Pohyby očí mohou být koordinované, stejně jako je tomu u savců, nebo na sobě do značné míry nezávislé.

Opticky nejdůležitější parametr je přední fokální délka, která má u holubů hodnotu přibližně 7,91 mm. Určuje velikost plochy sítnice, na kterou se promítne pozorovaný obraz. Dostatečná přední fokální délka je zásadní pro dosažení maximálního možného vizuálního rozlišení, protože zvětšuje oblast sítnice, na kterou se promítne pozorovaný obraz (Miller 1979). Je zde totiž hranice minimální možné velikosti a hustoty fotoreceptorů, které zaznamenávají obraz promítnutý na sítnici. Pokud je přední fokální délka prodloužena, obraz se promítne na větší část sítnice a je analyzován více fotoreceptory, které tak mohou zachytit více detailů.

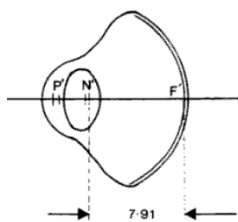
V ptačím oku najdeme dva základní typy fotoreceptorů. Prvním z nich jsou tyčinky, sloužící k vidění za slabého světla a zprostředkovávající pouze černobílý obraz. Druhým z nich jsou čípky, které fungují za jasného světla a umožňují vnímání barev. Na povrchu čípku je přítomna barevná olejová kapička. Tato kapička slouží jako filtr vlnových délek. Propouští jen dlouhé vlnové délky dále k příslušným fotopigmentům. Čípky mohou být dvojitě nebo jednoduché. Dvojitě čípky se skládají se z hlavního čípku a vedlejšího připojeného čípku. Jeden z nich nebo oba mohou obsahovat olejovou kapičku. Sítnice ptáků s denní aktivitou, tedy i holubů, jsou tvořeny až z 80% čípky (Bowmaker 1980).

Sítnice holubů nemá jednolitou strukturu a ani ostrost vidění není na všech místech sítnice stejná. Červená skvrna, neboli area, je kruhová oblast pokrývající celou horní čtvrtinu sítnice. Obsahuje především receptory adaptované na vidění zblízka, čípky s červenými a oranžovými olejovými kapičkami. Do oblasti červené skvrny se promítá obraz z vizuálního pole před zobákem. Tím je umožněn krátkozraký pohled na zem při sběru

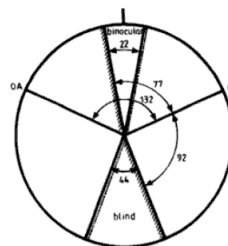
potravy (Sillman 1973). Některé behaviorální experimenty naznačují, že area překonává i možnosti žluté skvrny v zaznamenání struktury, pohybu, barvy a vzoru obrazu (Nye 1973). Druhou oblastí sítnice se specifickými vlastnostmi je žlutá skvrna, neboli fovea. Holubi mají, na rozdíl od některých jiných ptáků, pouze jednu žlutou skvrnu v každém oku. Žlutá skvrna je prohloubenina na sítnici, tvořená až ze 30% tyčinkami. U holubů pokrývá větší část sítnice pod červenou skvrnou a umožňuje ostré vidění ve velkém rozsahu sledovaného horizontu (Günturkun 2000).

Barevné vidění holubů je založeno na pěti různých ftopigmentech, holubi proto vidí pentachromaticky. Rozsah vlnových délek, které vnímají je od 320 do 650 nm. Jednotlivé ftopigmenty se liší v citlivosti na světlo různých vlnových délek. Pigment tyčinek rhodopsin má maximální absorpci pro vlnové délky 500 -506 nm, které v našem vnímání odpovídají zelené barvě (Bowmaker 1977, Sillman et al. 1981). Iodopsin a příbuzné pigmenty čípků mají u holubů maximální absorpci při délkách 567, 514, 467 a 413 nm (Bowmaker 1977, Govardovskij and Zueva 1977). U holubů byly nalezeny také receptory citlivé na krátké vlnové délky ultrafialové části spektra (Chen and Goldsmith 1986). Při behaviorálních pokusech holubi dokázali nejlépe rozlišovat barvy o vlnových délkách 460, 530 a 595 nm (Emmerton and Delius, 1980). Lidské oko tyto vlnové délky vnímá jako modrou, zelenou a oranžovou barvu (Gegenfurtner and Sharpe 2001).

Zorné pole holuba má 300 stupňů (obr. 2) a tvoří dva odlišné vizuální systémy: krátkozraké binokulární frontální pole a dalekozraké monokulární pole pro každé oko. (Martin 1993). Zpracování vizuální informace probíhá přes dvě různé dráhy, thalamofugální a tectofugální. V přenosu vizuální informace u holubů dominuje tectofugální dráha. Překřížení drah z levého a pravého oka je kompletní, proto každá polovina mozku dostává vjemy jen z jednoho oka (Günturkun 2000). Zpracování zrakových vjemů je lateralizováno, s dominancí pravého oka a levé hemisféry (Ulrich et. al. 1999).



Obr. 1. Holubí oko (přejato z Martin 1993)



Obr. 2. Vizuální pole holuba (přejato z Martin 1993)

4. Globální navigace

K orientaci pomocí některého z globálních navigačních mechanismů dochází při přeletech na větší vzdálenosti, obecně v prostoru přesahujícím domovský okrsek. Holubi jsou známí svou schopností homingu, tj. dovedností vrátit se na domovské místo poté, co z něj byli přemístěni na jiné, vzdálené místo (Zupanc 2004). Nejedná se o migraci, i když způsob orientace je obdobný. Navigace u mnoha migrujících ptáků musí být uzpůsobena k využití při letech na mnohem větší vzdálenosti. Některé menší druhy migrující v noci, např. pěvci využívají k orientaci konstelaci hvězd, tzv. "hvězdný kompas", kteří holubi jako denní letci nevyžívají (Wiltschko and Wiltschko 2003).

Vrozeným mechanismem, který holubům usnadňuje orientaci na dlouhé vzdálenosti je tzv. **magnetický kompas** (Wiltschko and Wiltschko 2005). Vnímání magnetického pole může přispět k orientaci dvěma způsoby. Ptáci se mohou řídit pouze inklinací geomagnetických siločar, jejichž vektory mezi sebou svírají ostřejší úhel směrem od pólů k rovníku. Taková navigace pak funguje jako kompas a informuje jedince o směru letu. Tato schopnost orientovat se podle siločar magnetického pole Země byla prokázána u červenky obecné (*Erithacus rubecula*). Testování ptáci však nedokázali rozlišit polaritu tohoto pole (Sandberg et al. 1988). Druhou možností je využití inklinace siločar v kombinaci s měnící se intenzitou geomagnetického pole. Takto řízená navigace pak funguje na principu tzv. magnetické mapy a informuje jedince přímo o jeho aktuální pozici. Jižní směr od severního ptáci zřejmě rozpoznají podle úhlu, který jejich tělo zaujímá vůči horizontálním a vertikálním siločarám (Withers 1992). Holubi prokazatelně vnímají magnetické pole Země a jeho odchylky, do jaké míry však tuto schopnost využívají v dálkové navigaci zůstává otázkou.

V současnosti existují dvě hypotézy vnímání magnetického pole u holubů (Mehlhorn and Rehkämper 2009). Původní teorií je magnetopercepce založená na přítomnosti drobných částecek magnetitu v horní části zobáku, které podávají informaci o pozici na základě rozdílů v intenzitě magnetického pole. Tato oblast má nervové spojení s oftalmickou větví trigeminálního nervu, které vede informaci do mozku. Bylo experimentálně prokázáno, že holubi vnímají silné anomálie magnetického pole a tuto schopnost ztrácejí po přerušení oftalmické větve trigeminálního nervu (Mora et al. 2004). V přírodě obvyklé magnetické anomálie jsou však řádově menší, než odchylky testované v laboratořích. Schopnost ptáků je registrovat doposud nebyla zkoumána (Mouritsen and Ritz 2005).

Druhou hypotézou je chemická magnetorecepce závislá na světle. K této teorii vedlo zjištění, že ptáci migrující v noci potřebují k magnetické orientaci světlo určitých vlnových délek a při zakrytí pravého oka ztratí schopnost orientace podle magnetického kompasu úplně. V sítnici pravého oka byly nalezeny specializované fotorpigmenty (ve fotoreceptorech zvaných kryptochromy), které využívají energie světla k tvorbě volných radikálů (elektron je přenesen na jinou molekulu, z původní molekuly tak vznikne radikál se záporným nábojem). Magnetické pole ovlivňuje rychlost a míru, s jakou páry radikálů podléhají dalším chemickým reakcím. Magnetická informace je následně vedena do mozku stejnou neurální cestou jako vizuální vjemy a je zpracována tektofugálním systémem levé hemisféry koncového mozku (Mehlhorn and Rehkämper 2009). Je pravděpodobné, že holubi využívají oba způsoby vnímání magnetického pole (Wiltschko and Wiltschko 2002, Mouritsen and Ritz 2005).

Dalším důležitým mechanismem dálkové prostorové orientace, který využívají také holubi, je **sluneční kompas**. Ptáci porovnávají zdánlivý pohyb slunce po obloze se svými vnitřními hodinami a tak získávají informaci a své poloze a směru pohybu. Kalibrace vnitřních hodin je založena na synchronní činnosti pineální žlázy a struktury hypothalamu zvané nucleus suprachiasmaticus, která umožňuje regulovanou syntézu a uvolňování melatoninu. Světlo je hlavním stimulem, který ovlivňuje tento systém. Vstupuje do něj přes fotoreceptory v sítnici oka a pineální žláze a přes fotoreceptory nacházející se v laterálním septu koncového mozku (Underwood et al. 2001). Díky své schopnosti vnímat polarizované světlo mohou holubi sluneční kompas využívat i při částečně zatažené obloze. Na rozdíl od magnetického kompasu, jehož představa je vrozená, sluneční kompas se holubi musí naučit (Wiltschko and Wiltschko 2003). Pokud jedinec využít slunečního kompasu již plně ovládá, spoléhá se na něj více než na magnetický kompas (Ioale 2000).

V současnosti velmi diskutovaným způsobem orientace je tzv. **olfaktorická navigace**. Jako první s touto hypotézou přišel Papi a kolegové (1974). Podle Papiho a kol. si holubi vytvářejí „pachovou mapu“ tím, že si pamatují pachy, které přicházejí k jejich domovskému místu z různých směrů nebo tak, že zaznamenávají různé pachy se kterými se setkají během přeletů po okolí (Mehlhorn and Rehkämper 2009). Schopnost olfaktorické navigace byla testována dvěma typy experimentů. V prvním případě byli holubi izolováni od všech relevantních pachových stimulů. Holubi byli proto chováni v uzavřených holubnicích uvnitř budov či voliérách krytých větrolamy apod. Tato metoda bývá často označována jako problematická, z důvodu obtížné průkaznosti skutečné izolace od pachových vjemů. V druhém typu experimentů byly holubům umrtveny smyslové buňky

nosního epitelu nebo operativně přerušen čichový nerv. Námitkou k posledně jmenované metodě je možné poškození oftalmické větve trigeminálního nervu, který se nachází v blízkosti čichového nervu a účastní se magnetorecepce. Avšak v případech, kdy byli holubi s velkou jistotou anosmičtí, a zároveň bez zjevného poškození jiných navigačních struktur, vykazovali výrazně zhoršenou schopnost navrácení z neznámých míst (Mehlhorn and Rehkämper 2009). Tento fakt svědčí o nezanedbatelné roli olfaktorické navigace při globální orientaci.

K zapojení **kognitivní složky** do globální navigace dochází podle v současnosti uznávané hypotézy především v okruhu několika nejbližších kilometrů od domovského místa (Lipp et al. 2004). Kognitivní navigace je založena na rozpoznání známých orientačních bodů a prostorových vztahů mezi nimi. Pozornost letících holubů k orientačním bodům pod nimi se odráží i ve změněných frekvencích mozkové aktivity, zaznamenaných pomocí EEG (Vyssotski et al. 2009). Důležitost aktivní explorační okolního terénu a vizuálního učení je patrná ze srovnání letových křivek holubů, kteří byli odchováni v uzavřeném holubníku s ptáky, kterým bylo umožněno se volně pohybovat mimo ubikaci. Získaná data ukázala, že omezená znalost okolí holubům znesnadňuje první návrat do holubníku. Poslední fáze letu k domovu je proto zásadně ovlivněna rozpoznáním místa (tj. známých orientačních bodů) (Gagliardo et al. 2007). Neméně důležitý může být i efekt krátkého, vizuálního „seznámení se s okolím“ před vypuštěním ze známého místa. Ptáci, kteří byli vypuštěni, aniž by před vzlétnutím viděli okolí, měli méně přímou trajektorii letu a častěji kroužili nad místem vypuštění, než holubi, kterým bylo umožněno před vzletem několik minut pozorovat okolí. Po prvním kilometru cesty k domovu však již žádný rozdíl v letu nebyl patrný. Tyto výsledky svědčí o tom, že holubi se již před vzlétnutím rozhodují o směru letu podle vzhledu okolní krajiny. Znalost okolí místa startu jim usnadňuje orientaci, ale jen na počátku cesty k domovu (Biro et al. 2002). Při navigaci se uplatňují i sociální faktory. Holubi letící ve skupině mají přímější trajektorii letu a po vzletu naberou správný směr v kratším čase, než jedinci letící osamoceně (Dell'Arciccia et al. 2008).

Holubi pravděpodobně využívají více navigačních, nekognitivních mechanismů současně. Zároveň však věnují pozornost orientačním bodům a řídí se jejich konfigurací ve známém terénu. Studium této kognitivní složky navigace je důležité pro porozumění způsobu, jakým se holubi orientují na malém prostoru.

5. Lokální navigace

Studie, které se zabývají orientací holubů na malém měřítku, lze v zásadě rozdělit na dva typy. V první případě jde o experimenty v reálném prostoru, kdy holubi hledají zvolený cíl na ploše arény či bludiště. Druhý typ experimentů využívá virtuální prostor zobrazený na počítačovém monitoru. Holubi se v tomto případě prostorem nepohybují, ale pouze klováním označují nalezený cíl. V obou případech jde o orientaci na ploše, tj. ve dvourozměrném prostoru. Úlohy, využívající dotykovou obrazovku („touch-screen“) se však od arénových experimentů liší v několika důležitých aspektech: a) prostor na obrazovce je obvykle několikanásobně menší oproti prostoru arény či bludiště, b) oblast hledání je vertikální a holub ji vidí velmi zblízka, c) orientační body jsou dvourozměrné oproti skutečným 3D objektům, d) odměna není ukryta přímo v odpověďovém místě, ale je obvykle podávána v krmítku umístěném vedle monitoru či pod ním (Cheng et al. 2005).

Často diskutovanou nevýhodou testování prostorových úloh na dotykové obrazovce je fakt, že vertikálně postavená plocha hledání neodpovídá přirozeným tendencím holubů hledat potravu na zemi. V úvahu je nutno vzít i vidění holubů. Na krátkou vzdálenost (do 20 cm) holubi využívají frontální vizuální pole, ve kterém vidí trojrozměrně (McFadden 1993). Stimuly na počítačovém monitoru jsou promítány převážně do tohoto binokulárního zrakového pole. Naopak v aréně holub využívá obě zrakové pole, monokulární i binokulární (Günturkun 2000). Vzdálenější orientační body v aréně však holub vidí pouze dvourozměrně, tedy podobně, jako jsou zobrazeny orientační body na obrazovce. Přes jmenované výhrady je dotyková obrazovka již po několik let úspěšně využívána v testech prostorové kognice a srovnávací studie dokládají, že strategie hledání cíle v aréně a v prostoru počítačové obrazovky se neliší (Spetch et al. 1992, Spetch and Mondloch 1993, Spetch and Wilkie 1994).

Touch-screen má mnoho metodických i technických výhod oproti arénám či bludištím. Grafické orientační body je možné střídat a měnit bez přerušení pokusu a správné i špatné odpovědi lze přesně registrovat. Také nároky na prostor v laboratoři jsou menší. Naopak nepopíratelnou výhodou studií v reálném prostoru je jejich lepší reprezentace přirozených životních podmínek ptáků. Ve výzkumu prostorové kognice holubů na malém měřítku jde však již o méně využívanou metodu (Leising et al. 2009).

Experiment popsany v této diplomové práci je kombinací obou popsaných metod, prostorové úlohy v reálném a virtuálním prostoru.

5.1. Experimenty v reálném prostoru

V 80. letech 20. století se prostorová kognice holubů začala intenzivně testovat v laboratorních podmínkách (Cheng and Newcombe 2005). První pokusy kopírovaly klasické schéma prostorově-navigačních studií s potkany, vyživající různé typy bludišť. V pokusech Bonda a kol. (1981) a Olsona a Makiho (1983) holubi vykazovali mnohem horší výsledky v radiálním bludišti než potkani. Teprve Roberts a Van Veldhuizen (1985) přišli s názorem, že radiální bludiště není vhodným nástrojem k testování prostorové kognice u holubů. Na rozdíl od potkanů není pro holuby přirozený pohyb v úzkých uzavřených tunelech. Použili jinou metodu tréninku, ve které holuby učili pamatovat si polohu jednotlivých ramen postupně. V testování pak holubi dosáhli srovnatelné úspěšnosti jako potkani. Jedním z prvních experimentů testujících prostorovou kognici na otevřené ploše byly pokusy, které provedli Spetch a Edwards (1986). V prvním z nich bylo na podlaze umístěno 8 krmítek, uspořádaných do kruhu. Holubi byli velmi úspěšní (90% správných rozhodnutí u prvních 8 navštívených krmítek). V druhém pokusu byla tato krmítka umístěna ve dvou řadách naproti sobě, tak, že v každé řadě byla 4 krmítka. V tomto testu dosahovali ptáci 80% až 90% úspěšnosti. Na rozdíl od pokusů v klasických bludištích se však holubi mohli řídit i negeometrickými informacemi, protože krmítka se lišila svým vzhledem.

Při orientaci v aréně se holubi často řídí poskytnutými prostorovými vodítky („spatial cues“), která mohou být lokální („local cues“) nebo globální („global cues“). Lokální vodítka obsahují informaci o umístění cíle mezi objekty, které ho bezprostředně obklopují. Může se jednat např. o krmítko s potravou umístěné uprostřed jiných, prázdných krmítek. Uspořádání prázdných krmítek je v tomto případě lokálním vodítkem. Naopak globální vodítka se týkají pozice celé skupiny objektů, včetně cíle, na větším prostoru. Příkladem může být umístění skupiny krmítek v určitém místě experimentální místnosti (Legge et al. 2009). Spetch and Edwards (1988) u holubů prokázali preferenci pro lokální prostorová vodítka. V jednom ze svých experimentů vytvořili konfliktní situaci, ve které byla lokální informace o pozici krmítka s odměnou mezi jinými krmítky v rozporu s globální informací o absolutní pozici daného krmítka v místnosti. Holubi se řídili převážně lokálním vodítkem, v tomto případě konfigurací krmítek. U mnoha jiných studovaných ptačích druhů, např. sýkor (Brodbeck 1994), ořešníků (Gould-Beierle and Kamil 1996) a kolibříků (Hurly and Healy 1996) byla naopak zjištěna preference pro globální orientační vodítka, pokud byla v konfliktu s lokálními.

Spetch and Honig (1988) u holubů testovali využití prostorových vodítek opět v pokusu na otevřené ploše, s 8 krmítky uspořádanými v kruhu. Krmítka byla umístěna uprostřed experimentální místnosti a potrava byla ukryta vždy jen v některých z nich. Orientačními body byly grafické značky, připevněné na stěnách místnosti. V pokusech s jednou skupinou holubů byla pozice těchto značek vždy stabilní, při experimentech s druhou skupinou ptáků byly značky náhodně zaměňovány. Holubi ze skupiny se stabilními prostorovými vodítky volili prázdná krmítka signifikantně méně často, ale čas, který holubi potřebovali ke splnění úkolu (navštívení 4 krmítek) byl u obou skupin stejný. Doba potřebná k rozhodování proto nebyla ovlivněna stabilitou orientačních bodů. Podle autorů byla vyšší úspěšnost holubů z první skupiny dána možností vytvořit si „mapu“ orientačních bodů. Podobné pokusy, zahrnující více orientačních bodů uspořádaných do matice, nám mohou mnoho napovědět o tom, jak holubi vnímají geometrii prostoru.

V experimentu Spetch et. al. (1997) byli holubi v otevřené aréně trénováni k hledání cíle uprostřed čtyř různých orientačních bodů. Vzdálenost mezi těmito body a jejich pozice v aréně byla během pokusu měněna. Holubi hledali nejintenzivněji ve správné vzdálenosti a směru vždy od jednoho vybraného orientačního bodu. Různí ptáci měli oblíbené různé orientační body. Tento výsledek svědčí o tom, že jednotlivé orientační body se zásadně liší ve své informační hodnotě, ale jejich hierarchizace je vysoce individuální a předem těžko odhadnutelná. Cheng (1989) provedl obdobný experiment, ve kterém však holubi hledali cíl umístěný pouze mezi dvěma shodnými orientačními body, jež měly stálou pozici v aréně. Cíl byl blíž jednomu z bodů. Pokud byla délka mezi body zvětšena, holubi hledali cíl v původní vzdálenosti od bližšího z bodů. Vzdálenost tak pro ně může být jedním z klíčových faktorů při volbě oblíbených orientačních bodů. V podobném experimentu se ořešníci (*Nucifraga columbiana*) učili hledat cíl vždy v polovině vzdálenosti mezi dvěma orientačními body. Tato vzdálenost byla v průběhu pokusu měněna. Na rozdíl od holubů ořešníci pochopili dané geometrické pravidlo a dokázali cíl vždy znovu lokalizovat (Kamil and Jones 2007).

Zvířata se však dovedou řídit i pouhým geometrickým tvarem uzavřené arény. Zajímavý pokus provedli Cheng a Gallistel (1984). Sledovali v něm orientaci potkanů v obdélníkové aréně s odlišnou vizuální i olfaktorickou značkou v každém ze čtyř rohů. Zvířata opakovaně zaměňovala geometricky shodné rohy obdélníku, tj. rohy umístěné diagonálně od sebe (tzv. „diagonální chyba“). Přestože se předem dezorientovaní potkani řídili také označením jednotlivých rohů, dávali přednost orientaci podle geometrického tvaru arény. Na základě tohoto zjištění autoři navrhli hypotézu existence univerzálního

geometrického modulu, souboru kognitivních funkcí, které přednostně analyzují geometrické informace.

Tuto hypotézu dále testoval Vallortigara et al. (1990) na kuřatech (*Gallus gallus domesticus*). Ptáky testoval nejprve v obdélníkové aréně, jejíž rohy nebyly nijak označeny. Kuřata hledala odměnu ve správném i geometricky shodném protějším rohu. Pokud byly do rohů umístěny rozlišující značky, kuřata se dokázala orientovat jak podle geometrie prostoru, tak podle označení rohů arény. Když však byla geometrická informace v rozporu s označením rohů, kuřata se preferenčně řídila značkami. Vallortigara vysvětluje odlišnou strategii orientace potkanů a kuřat jejich rozdílně vyvinutými smysly. Zatímco potkani se řídí především čichově, kuřata spoléhají hlavně na zrak a je pro ně snazší řídit se vizuálními vodítky. V obdobném pokusu s holuby však byly u zvířat zaznamenány obě strategie. Někteří ptáci se přednostně orientovali podle orientačních značek, jiní podle geometrie prostoru. Volba strategie při tom závisela na předchozí zkušenosti z tréninku. Zajímavým zjištěním bylo spontánní kódování geometrie prostoru u jedinců, kteří byly trénovány pouze na orientaci podle značek v rozích obdélníkové arény. Poté, co byly značky odstraněny, holubi hledali cíl ve dvou geometricky správných rozích. Geometrii prostoru proto zaznamenávali, i když to pro nalezení cíle nebylo nutné (Kelly et al. 1998).

Rozhodnutí, zda se orientovat podle orientačních značek nebo podle geometrie prostoru závisí také na velikosti arény. Kuřata spoléhala více na orientaci podle geometrie v menším prostoru (17.5 x 35 x 40 cm) než ve větším (70 x 35 x 40 cm) (Vallortigara et al. 2005). Jiný pokus s manipulací arény uskutečnily Kelly a Spetch (2001). Autorky testovaly holuby v obdélníkové aréně, jejíž poměry stran a velikost byla v průběhu pokusu měněna, avšak tak, aby zůstal zachován obdélníkový tvar. I přes změny geometrie prostoru holubi dokázali určit dva geometricky správné rohy arény.

U holubů byla orientace na základě vlastností orientačních bodů i geometrie prostoru podrobněji zkoumána v mnoha dalších studiích, využívajících dotykovou obrazovku, které budou dále diskutovány.

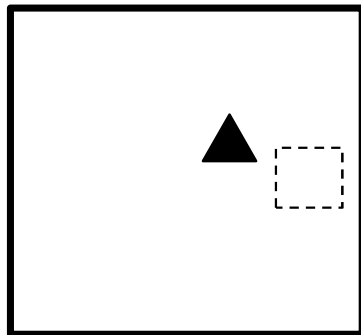
5.2. Experimenty ve virtuálním prostoru

V 90. letech Spetch, Cheng a kolegové přišli s novým nástrojem pro testování prostorových úloh, dotykovou obrazovkou. V prvním experimentu Spetch et al. (1992) umístila skrytý cíl vždy v blízkosti jednoho z okrajů obrazovky a malé grafické značky („landmark“). Pokud se cíl i značka nalézaly u horního okraje obrazovky, holubi hledali v horizontálním směru, v celé horní šířce obrazovky. Naopak, pokud se cíl i značka nacházely při jednom z bočních okrajů, holubi hledali ve vertikálním směru. Oblast hledání byla v první řadě určena orientací neblížšího okraje obrazovky a teprve v druhé řadě značkou. Tvar a konfigurace prostoru, ve kterém je ukryt cíl, ovlivňuje i výběr orientačních vodítek. Legge et al. (2009) učil holuby hledat cíl vždy v prostředním z řady tří stejných čtverců promítnutých na monitoru. Lokálním orientačním vodítkem byla pozice čtverce v řadě, globálním vodítkem pak byla pozice celé řady na ploše obrazovky. Pokud byla řada čtverců umístěna vertikálně či diagonálně, holubi se častěji řídili globální informací. Pokud byla řada čtverců umístěna horizontálně, holubi hledali odměňovaný čtverec na základě lokálního vodítka.

Cheng and Spetch (1995) navrhli prostorovou úlohu, testující výběr orientačních vodítek. V této úloze čtvercový rámeček představoval okraj arény a grafická značka orientační bod. Neoznačený cíl se vždy nacházel mezi touto značkou a stěnou čtverce (obr.3). Zatímco rámeček poskytoval geometrickou informaci o umístění cíle, značka tvořila přímé vizuální vodítko. Při následných manipulacích byla vždy značka či čtverec odstraněn, pozice značky nebo rámečku posunuta, nebo rámeček nahrazen další značkou. Ukázalo se, že preference pro typy orientačních vodítek byla velmi individuální, i když většina testovaných holubů se přednostně řídila značkami. V jiné studii byl holubům promítán schematický obrázek obdélníkové arény. Pozice cíle v jednom z rohů arény byla určena barevnými značkami a geometrií prostoru, nebo pouze geometrií prostoru. Během testování byl obrázek otáčen o 45 až 315 stupňů. Pochopení úlohy trvalo déle holubům trénovaným pouze s geometrickými prostorovými vodítky, než holubům trénovaným na rozpoznání cíle podle vzhledu. Zajímavým zjištěním byl fakt, že ptáci, kteří byli trénováni k nalezení cíle podle jeho specifického vzhledu, si spontánně ukládali do paměti i geometrickou informaci o poloze cíle (Kelly and Spetch 2004).

Podle některých autorů (Miller and Shettleworth 2007) by efekt spontánního kódování geometrie prostoru mohl být dalším důkazem existence samostatného geometrického modulu, který funguje nezávisle na jiných způsobech prostorové orientace.

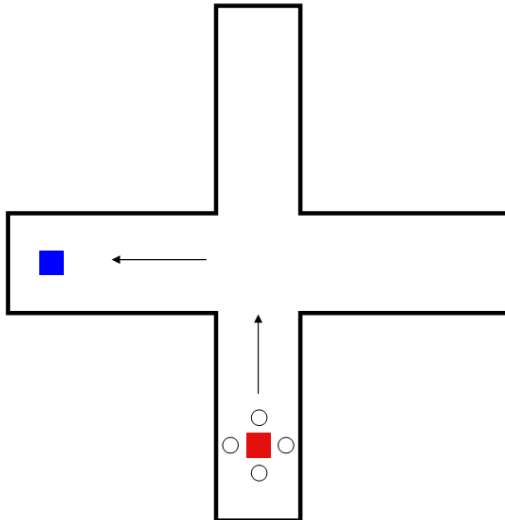
Tuto hypotézu však zpochybňují výsledky pokusů s potkany, ve kterých byl porovnáván relativní význam a vzájemná interakce geometrických vodítek a přímého vizuálního označení cíle. Pokud je pozice cíle určena více orientačními vodítky, může při jejich učení docházet k vzájemnému potlačení („overshadowing“), kdy se některá vodítka stávají méně významná než jiná, nebo posílení („potentiation“), kdy současná dostupnost několika vodítek o to více zvyšuje úspěšnost v nalezení cíle. Ukázalo se, že při současné dostupnosti geometrických vodítek i vizuálních značek pravidelně dochází k potlačení významu geometrické informace značkami. Samostatný geometrický modul by v tomto případě ztrácel svůj význam (Pearce et al. 2006).



Obr. 3. Schematické znázornění arény na monitoru. Černý trojúhelník značí orientační bod, čtverec s přerušovaným okrajem skrytý cíl (přejato z Cheng and Spetch 1995).

Tématem mnoha studií, zabývajících se kognicí ptáků je plánování dopředu. Známým příkladem je pokus s kaledonskými vránami (*Corvus moneduloides*), které dovedou používat větvičky jako nástroje k vytahování larev z pod kůry stromů. V laboratorních podmínkách si vrány dovedly předem zvolit správnou velikost nabídnutých drátků a dokonce si drát ohnout do vhodného tvaru (Bluff et al. 2007). Relativně málo se však ví o schopnosti ptáků plánovat svá prostorová rozhodnutí během navigace prostředím. Jeden z takových experimentů uskutečnili Miyata and Fujita (2008). Holubům bylo na dotykové obrazovce promítali jednoduché čtyřramenné bludiště. Na počátku každého sezení se v libovolném místě bludiště objevil terč, červený čtverec obklopený čtyřmi bílými body. Současně se v jiném místě bludiště zobrazil cíl, modrý čtverec. Úkolem holuba bylo klováním do bílých bodů posunovat terč směrem do cíle. Červený čtverec (terč) se vždy pohnul směrem označeného bílého bodu, nikdy však mimo hranici bludiště. Během testovací fáze cíl během sezení změnil pozici, než holub stačil posunout terč do

středu bludiště. Účelem bylo přimět holuba změnit dosavadní směr, kterým terč posunoval. Cílem pokusu bylo zjistit, zda jsou holubi schopni si předem naplánovat, kam terč posunout. Z výsledků vyplývá, že holubi dovedou plánovat svůj pohyb prostorem minimálně jeden krok dopředu.



Obr. 4. Schéma čtyřramenného bludiště. Modrý čtverec znázorňuje cíl, červený čtverec představuje terč. Klováním do bílých bodů po stranách terče holub posunuje terč směrem do cíle (upraveno podle Miyata and Fujita 2008).

5.3. Srovnání vybraných kognitivních úloh a úloh testovaných v této práci

Kognitivní úlohy na dotykové obrazovce lze v zásadě rozdělit na dvě skupiny. V první z nich holubi odpovídají přímo do promítaného stimulu. Odpověďová místa jsou pak ve stimulu označena a holub volí jedno z nich. V druhém typu úloh holub neodpovídá přímo do promítaného stimulu. Stimul ho pouze informuje, kde na obrazovce najít neoznačený cíl. V experimentu popsáném v této práci holub musí vyvodit správnou informaci z promítaného stimulu (stejně, jako v případě přímého odpovídání do stimulu), následně však musí rozhodnout, které z označených odpověďových míst odpovídá této volbě (podobně jako při hledání ukrytého cíle, v tomto případě však proti sobě musí vážit správné a špatné odpověďové otvory). Ptáci v těchto úlohách tedy musí svou volbu rozdělit do dvou kroků, na rozdíl od jediného rozhodnutí v jiných kognitivních úlohách (Tab 1). Úlohy testované v této diplomové práci byly z tohoto hlediska relativně obtížné.

Studie	Odpověď do promítaného stimulu	Počet odpověď. míst	Odpověďová místa	Počet orientačních značek (landmarks)	Typ úlohy
Cerella (1979)	ano	1	označena*	-	neprostorová
Delius and Nowak (1982)	ano	1	označena*	-	neprostorová
Spetch et al. (1992)	ne	neurčen	skryta	2†	prostorová
Spetch and Mondloch (1993)	ne	neurčen	skryta	4	prostorová
Spetch and Wilkie (1994)	ne	neurčen	skryta	3	prostorová
Cheng and Spetch (1995)	ne	neurčen	skryta	2†	prostorová
Spetch et al. (1996), exp. 1, 2, 3	ne	neurčen	skryta	4	prostorová
Spetch et al. (1996), exp. 4	ne	neurčen	skryta	2	prostorová
Xia et al. (2000)	ano	1	označena*	-	neprostorová
Watanabe (2001)	ano	1	označena*	-	neprostorová
Kelly and Spetch (2004)	ano	4	označena	0 - 4	prostorová
Legge et al. (2008)	ano	2 - 5	označena	1	prostorová
Miyata and Fujita (2008)	ano	1	označena	6†	prostorová
úloha „Mapa“ a „Symboly“	ne	4	označena	4	prostorová

* odpověďovým místem byla celá plocha promítaného stimulu

† jednou z orientačních značek byla linie

Tab. 1. Srovnání vybraných kognitivních úloh s úlohami „Mapa“ a „Symboly“, testovanými v této práci.

6. Operantní podmiňování a jeho využití v kognitivním testování holubů

Obvyklou metodou tréninku holubů pro plnění kognitivních úloh ve Skinnerově boxu je operantní podmiňování. Tento termín zavedl B.F. Skinner již na počátku 20. století a definoval ho jako typ podmiňování, které vede k operantnímu chování. Operantní chování pak popsal jako chování řízené svými důsledky (Skinner 1937). Naopak při klasickém podmiňování, popsaném I. P. Pavlovem, je podmíněné chování důsledkem vrozeného reflexu na nepodmíněný stimul, který je následně přenesen i na původně neutrální stimul, prezentovaný současně s nepodmíněným podnětem. U klasického podmiňování není podmíněné chování ovlivněné svými následky a nedochází k dalšímu učení. V naprosté většině kognitivních pokusů s holubami bývá použita některá forma operantního podmiňování. Také trénink holubů, připravovaných pro testování kognitivních úloh prezentovaných v této diplomové práci, byl založen na této metodě učení.

Prvním dokladem toho, že si holubi dokáží spojit své chování s následnou příjemnou událostí, kterou může být přístup k potravě, vodě, teplu, sexuálnímu partnerovi atd., bylo tzv. pověřivé chování („superstitious behaviour“). V pokusu Skinnera (1948a) bylo krmítko v boxu otevřeno vždy po dobu 5 s a zavřeno následujících 20 s. Holubi se v boxu mohli volně pohybovat a provádět celou škálu svého přirozeného chování. Pokud holubi prováděli určitý vzorec chování krátce před otevřením krmítka, díky vrozenému smyslu pro kauzalitu si toto své chování spojili s otevřením krmítka a začali ho provádět účelně. Někteří holubi se tak naučili v době zavřeného krmítka otáčet dokola ve stále stejném směru, strkat zobák do jednoho z rohů boxu nebo kývat hlavou ze strany na stranu. Skinner zjistil, že správným načasováním otevření krmítka si experimentátor může zvolit, který behaviorální projev si má zvíře spojit s odměnou, v tomto případě přístupem k potravě. Vytvořil základní schéma učení operantním podmiňováním, založené na sekvenci stimul - požadované chování - odměna.

V případě holubů je odměňovaným chováním v naprosté většině případů klovnutí do předem určeného místa. Je to chování, které zvíře dokáže snadno provést a bez většího úsilí mnohokrát zopakovat. Na počátku učení je přesto relativně malá šance, že holub klovně právě do určeného místa, odměňované chování proto holub může snadněji odlišit od svých jiných behaviorálních projevů (Blackman 1974). Dalším krokem je zařazení podmínky, za které je klovnutí do odpověďového místa odměňováno. Tou může být

zařazení vizuálních či zvukových podnětů a jejich rozlišení na odměňované (S+) a neodměňované (S-) stimuly. Jelikož klování je pro holubi energeticky relativně „levná“ aktivita (Blaisdell and Cook 2005), ptáci mohou volit strategii náhodného odpovídání bez ohledu na přítomné stimuly. Řešením pak může být využití negativní zpětné vazby, např. v podobě prodloužení časového intervalu mezi stimuly (Nekovářová et al. 2006a,b).

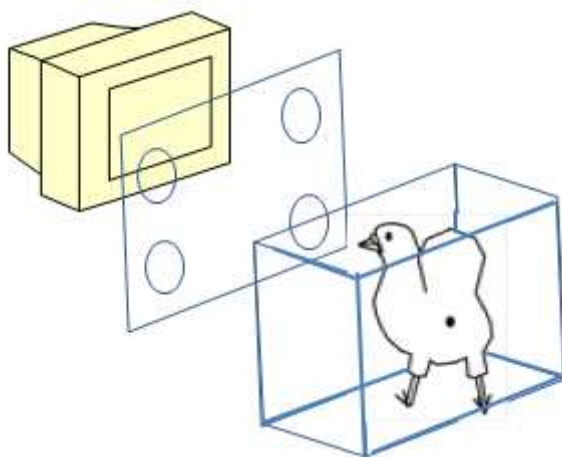
Odměna („reinforcer“) je většinou potrava, kterou holub dostává podle předem určeného pravidla („reinforcement schedule“). To může být jednak časové, nebo přímo závislé na počtu správných odpovědí holuba. Při časovém pravidlu odměňování je mezi podanými odměnami pevný či variabilní časový interval („time-based schedule“). Druhé pravidlo odměňování vyžaduje pevně určený nebo variabilní počet správných odpovědí před podáním odměny („ratio schedule“) (Staddon and Cerutti 2003). V případech, kdy není bezprostředně odměňována každá správná odpověď, je důležité, aby zvíře dostalo signál správné odpovědi. Ten je nejčastěji zvukový nebo vizuální a následuje ihned po správné odpovědi. Informuje testovaného jedince, že jeho chování bude i přes časový odstup odměněno.

V případě, že posilované chování přestane být odměňováno, dochází k jeho vyhasínání (extinkci). Holub postupně přestává reagovat na dříve odměňovaný stimul. Rychlost vyhasínání závisí na době předchozího tréninku a motivaci zvířete (Blackman 1974).

7. Prostorová rozhodnutí na základě abstraktních zrakových stimulů

7.1. Schéma pokusu

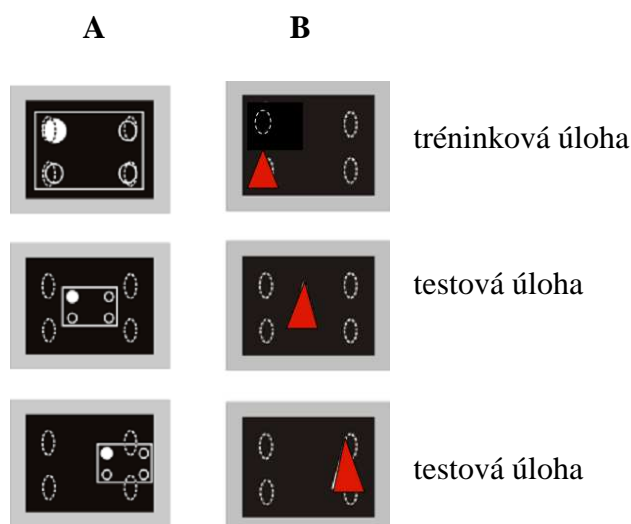
Studovali jsme schopnost holubů využít informaci z abstraktních stimulů, prezentovaných na počítačovém monitoru, pro svá prostorová rozhodnutí v reálném prostoru odpověďové desky. Holubi byli testováni ve dvou kognitivních úlohách založených na hledání cíle. První z nich, s názvem „Mapa“, obsahovala pouze stimuly informující o umístění hledaného cíle v rámci vymezeného prostoru. Druhá úloha, s názvem „Symboly“, 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 odpověďovými otvory v rozích, umístěná před monitorem. Z frontálního pohledu se tak virtuální i skutečná plocha překrývala (obr.5). Popsaný návrh pokusu byl úspěšně využit v předchozích studiích prostorové orientace potkanů (Nekovářová et al. 2006a) a makaků (Nekovářová et al. 2006b). Ve studiích prostorové kognice holubů podobný experiment dosud nebyl publikován.



Obr. 5. Schéma pokusu. Holub byl umístěn ve Skinnerově boxu, jehož stěna orientovaná směrem k monitoru byla nahrazena průhlednou deskou s odpověďovými otvory.

Úkolem holubů bylo na základě promítnutých stimulů zvolit jednu z možných odpověďových pozic. Operantní odpovědí bylo klovnutí do jednoho ze čtyř odpověďových

otvorů v desce, který byl hledaným cílem. Holubi byli náhodně rozděleni na dvě skupiny podle typu řešené úlohy. Holubům testovaným v úloze „Mapa“ byl na dotykové obrazovce promítán jednoduchý plánec desky s odpověďovými otvory. Jednalo se o bílý rámeček stejného obdélníkového tvaru jako deska s odpověďovými otvory. Bílé kolečko, objevující se vždy v jednom z rohů bílého rámečku, označovalo pozici příslušného cílového otvoru v jednom z rohů průhledné desky. V tréninkové fázi měl plánec stejnou velikost jako zobrazovaná část desky (měřítko 1:1). Bílé kolečko se proto objevovalo přímo za cílovým odpověďovým otvorem. V testové fázi byl tento plánec zmenšen a nakonec posunut mimo střed, aby holubi nemohli spoléhat na jednoduchou strategii odpovídání vždy do nejbližšího otvoru od bílého kolečka (Obr. 6 A). Holubům testovaným v úloze „Symbols“ byl v tréninkové fázi promítán za každým otvorem v desce jiný geometrický tvar. Tyto tvary měly pevně určenou pozici na obrazovce, zobrazen však byl vždy jen jeden. Zpočátku byly všechny tvary bílé, později byly navíc barevně odlišeny. Za levým horním otvorem se objevovalo vždy bílé kolečko, za pravým horním otvorem žlutý měsíček, za levým dolním otvorem červený trojúhelník a za pravým dolním otvorem šedý čtverec. V průběhu testovací fáze byly tvary promítány na středu obrazovky. Úkolem holubů bylo asociovat jednotlivé barevné tvary s příslušnými odpověďovými otvory a odpovědět vždy do otvoru, za kterým byl tvar původně umístěn. V poslední fázi byly tvary promítány náhodně v různých místech monitoru (Obr. 6 B).



Obr. 6. Návrh úlohy pro holuby ze skupiny „Mapa“ (A) a skupiny „Symbols“ (B). Otvory v desce jsou znázorněny přerušovanou čarou (upraveno podle Nekovářová et al. 2006a).

7.2. Pokusní jedinci

Ve všech pokusech byli použiti holubi plemene Americký king obou pohlaví, udržovaní na 85% své standardní hmotnosti 850 -1050g (webové stránky American King Club). Stáří zvířat se pohybovalo od 3 do 48 týdnů v době zařazení do studie. Žádný z holubů neměl předchozí zkušenost s jakoukoliv formou experimentu. Holubi byli chováni společně ve venkovní voliére s volným přístupem k vodě a minerálnímu krmnému doplňku, tzv. gritu. Jedenkrát denně byli holubi krmeni směsí zrní, obsahující pšenici, slunečnici, hrách a kukuřici ve stejném poměru. 20 hodin před každým sezením testování holubi neměli přístup k potravě.

7.3. Aparatura

Ve všech fázích experimentu byli holubi testováni ve Skinnerově boxu o rozměrech 37 x 37 x 50 cm. Jeho zadní stěnu tvořilo jednosměrné zrcadlo, obrácené svou odraznou plochou dovnitř boxu. Experimentátor tak viděl celý prostor boxu, aniž by svou přítomností holuba rušil. Přední stěna boxu byla vyrobena z čirého skla či z plastové průhledné desky s prořezanými otvory, v závislosti na fázi pokusu. Ve vzdálenosti 2 cm za touto přední deskou byl umístěn počítačový monitor, tak, aby holubi viděli celou plochu obrazovky. Na obou bočních stěnách uvnitř boxu bylo připevněno jedno plechové krmítko (obr. 7, 8). Nad boxem byl umístěn automatický dávkovač odměny. V průběhu experimentu však bylo častěji používáno ruční odměňování, které umožňovalo efektivnější učení metodou odměňování malých pokroků (tzv. shaping). V první fázi tréninku byly promítané prezentace navrženy v programu Microsoft Power Point. V druhé fázi experimentu byl použit program, napsaný v Microsoft Visual Basic, obsluhující jak prezentace, tak automatický dávkovač potravy. Stimuly a jejich časování bylo vytvářeno jazykem Java v programu Eclipse Classic 3.4.2.



Obr. 7. Aparatura. Během pokusu byla experimentální místnost zatemněna.



Obr. 8. Vnitřní prostor Skinnerova boxu. Na obrazovce je zobrazena fotografie z jednoho z pretréninkových sezení. (foto: T.Nekovářová).

7.4. Pretrénink

Cílem pretréninku bylo přivyknout holuby na podmínky pokusu a operantním podmiňováním je naučit odpovídat na bílou barvu (S+ stimul) a nereagovat na černou barvu (S- stimul). Pozitivní spojení mezi bílým stimulem a odměnou mělo holubům usnadnit učení v dalších fázích pokusu, kdy byl S+ stimul (bílý obrazec) promítán na černém pozadí.

7.4.1. METODIKA

Každý jedinec byl trénován průměrně 2x týdně. Během sezení byla holubům na obrazovce promítána prezentace v programu Power Point, která se skládala z černých a bílých snímků, řazených střídavě. Časování snímků v prezentaci bylo variabilní, v rozmezí 10 až 20s a lišilo se v každé prezentaci. Důvodem byla snaha předejít návyku holubů na ustálené časové schéma. Trvání S+stimulu převyšovalo trvání S- stimulu (tab. 2). Holubi byli bezprostředně odměňováni za každé klovnutí do skla před monitorem v době trvání bílého snímku. Správnou odpovědí bylo klovnutí do libovolného místa bílé plochy. Odměnou bylo zrno hrachu, které jim spadlo se stejnou pravděpodobností do levého či pravého krmítka. Během následujících 10 až 20 sekund, při kterých byla obrazovka černá, holubi nebyli odměňováni za žádná klovnutí. Nebyli však za klovnutí do černého stimulu ani jakkoliv trestáni. Prezentace trvala po dobu zájmu holuba o úlohu, minimálně však 10 minut a maximálně 30 minut. Z každého sezení byl pořízen videozáznam, který byl vyhodnocován v programu OBSERVER. Úspěšnost byla vypočítána jako procentuální poměr správných odpovědí (klovnutí do bílé obrazovky) ze všech odpovědí (klovnutí do S+ i S- stimulu). V prvním z pretréninkových sezení se holubi učili přijímat potravu z obou krmítek, ve druhém sezení již byli odměňováni za klovnutí do přední skleněné stěny a v následujících sezeních pak dostávali odměnu pouze za odpovědi do bílého stimulu.

7.4.2. POKUSNÍ JEDINCI

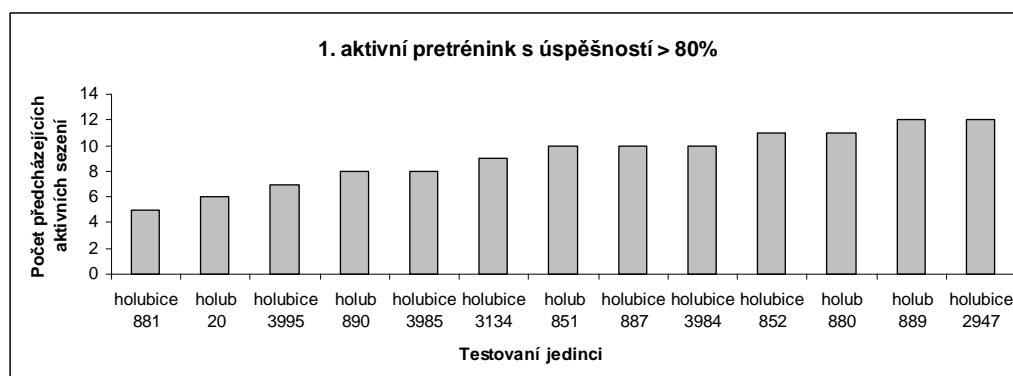
Do pretréninku bylo zařazeno 22 experimentálně naivních jedinců, z toho 9 samců a 13 samic (tab. 3).

Pretrénink			
Sezení	Průměrná délka sezení (min)	Průměrné trvání bílé obrazovky (s)	Průměrné trvání černé obrazovky (s)
10	10	13	11
11	12	20	16
12	13	20	15
13	11	16	12
14	15	18	18

Tab.2. Délka sezení a nastavení prezentací v druhé polovině pretréninkové fáze, kdy již holubi vykazovali stabilní výkonnost.

7.4.3. VÝSLEDKY

Celkový počet pretréninkových sezení se u jednotlivých zvířat pohyboval od 10 do 27 a byl dán jejich individuální motivací a dispozicí k učení operantním podmiňováním (tab.3). Holubi, kteří nejevili zájem o úlohu, absolvovali minimálně 10 sezení, než byli z pokusu definitivně vyřazeni. Hranice požadované úspěšnosti byla stanovena na 80% na základě zkušenosti s průběhem pretréninku a údajích z literatury (Spetch and Wilkie 1994, Kelly and Spetch 2004, Toda and Watanabe 2008). Po prvních třech sezeních s úspěšností 80% a více holub absolvoval podle potřeby 3 až 7 upevňovacích sezení. Protože ne při všech sezeních byli holubi aktivní, byl odlišen „celkový počet sezení“ od „celkového počtu aktivních sezení“. Při aktivním sezení holub exploroval, jevil zájem o monitor a přijímal podanou odměnu. První sezení ve Skinnerově boxu nebylo započítáno do celkového počtu sezení. Úlohu se naučilo 13 zvířat, z toho 8 samic a 5 samců. Počet aktivních sezení, která holubi potřebovali k pochopení úlohy se pohyboval od 6 do 12 (obr. 9). Průměrně holubi pochopili úlohu za 9 aktivních sezení.



Obr. 9. Pořadí holubů podle nejnižšího počtu aktivních sezení, která holubi potřebovali k dosažení požadované úspěšnosti 80 %. Holubi, kteří požadované hranice úspěšnosti nedosáhli, nebyli do grafu zahrnuti.

PRETRÉNINK								
Pohlaví	Holub	Rok ¹	Věk ²	Počet sezení celkem	Počet aktivních sezení celkem	Poměr aktivních sezení (%)	Pořadí prvního ze 3 po sobě jdoucích sezení s úspěšností $\geq 80\%$	Pořadí prvního ze 3 aktivních sezení s úspěšností $\geq 80\%$
♂	20	2007	8	14	14	100	6	6
♂	851	2007	48	19	15	78,95	12	10
♀	852	2007	48	18	17	94,44	12	11
♂	880	2007	3	23	20	86,96	14	11
♀	881	2007	3	17	15	88,24	6	5
♀	887	2007	3	22	18	81,82	10	10
♂	888	2007	3	18	9	50,00	<i>nenaučil se/ vyřazen</i>	
♂	889	2007	12	22	19	86,36	13	12
♂	890	2007	12	16	16	100,00	8	8
♂	2016	2007	24	10	0	0,00	<i>nenaučil se/ vyřazen</i>	
♀	2310	2007	24	12	0	0,00	<i>nenaučila se/ vyřazena</i>	
♂	2945	2007	12	23	10	43,48	<i>nenaučil se/ vyřazen</i>	
♀	2947	2007	24	19	16	84,21	14	12
♀	3134	2007	24	19	18	94,74	10	9
♀	3204	2008	48	11	2	18,18	<i>nenaučila se/ vyřazena</i>	
♀	3205	2008	48	11	5	45,45	<i>nenaučila se/ vyřazena</i>	
♀	3230	2008	48	12	0	0,00	<i>nenaučila se/ vyřazena</i>	
♂	3251	2008	48	13	2	15,38	<i>nenaučil se/ vyřazen</i>	
♀	3984	2007	12	24	19	79,17	11	10
♀	3985	2007	12	17	15	88,24	9	8
♀	3995	2007	12	19	16	84,21	7	7
♀	3996	2007	12	27	10	37,04	<i>nenaučila se/ vyřazena</i>	

¹ Rok zahájení pretréninku

² Věk holuba v týdnech při zařazení do pretréninku.

Tab. 3. Motivace a rychlost učení holubů v pretréninku. Světlou kurzívou jsou označena zvířata, která v pretréninku nedosáhla požadované úspěšnosti pro zařazení do další fáze pokusu.

Statistické hodnocení pretréninkové fáze bylo provedeno v programu R (R Development Core Team 2008). Testována byla regresní závislost poměru aktivních sezení na věku zvířat. Vliv věku na aktivitu během pretréninku se neprojevil ($r^2=0.09$, $F=1.553$, $p=0.231$, $\alpha=0.05$). Rozdíl mezi počtem samců a samic, které dosáhli požadované úspěšnosti, byl analyzován Chí-kvadrát testem s Fisherovou korekcí. Vliv pohlaví na schopnost pochopení úlohy se rovněž neprokázal ($\chi^2 = 0.079$, $p= 0.779$, $\alpha=0.05$).

7.4.4. DISKUZE

Ukázalo se, že mezi holuby existují velké individuální rozdíly v ochotě explarovat a učit se metodou operantního podmiňování. Úspěšnost v úloze není ovlivněna věkem zvířete při zařazení do tréninku, alespoň během prvního roku a půl života. Při pozorování chování několika mladých zvířat během prvních sezení je však vidět zvýšená motivace k prozkoumávání boxu. Ta může být odrazem vrozené tendence učit se hledat požitelnou potravu (Balsam et al. 1992). Všichni holubi, kteří během pretréninku jevíli zájem o úlohu alespoň v 79% případů, dosáhli požadovaného kritéria úspěšnosti. Dostatečná aktivita testovaných zvířat se zdá být zásadním faktorem pro pochopení i jednoduché úlohy.

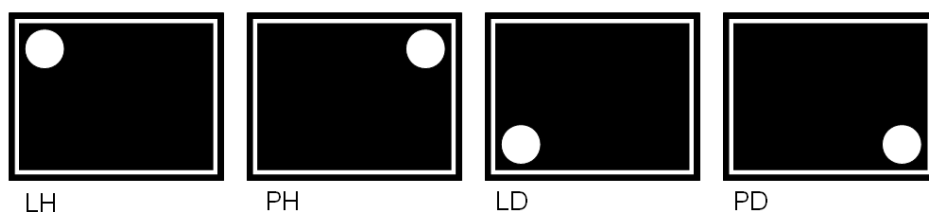
7.5. **Trénink**

Během tréninku se holubi učili klovat do bílých diskretních ploch na černém pozadí, které označovaly aktuálně odměňované místo na obrazovce. Účelem tréninku bylo u holubů vytvořit asociaci mezi promítanými stimuly a cílovými místy na monitoru, která byla podmínkou pro následné testování prostorové úlohy.

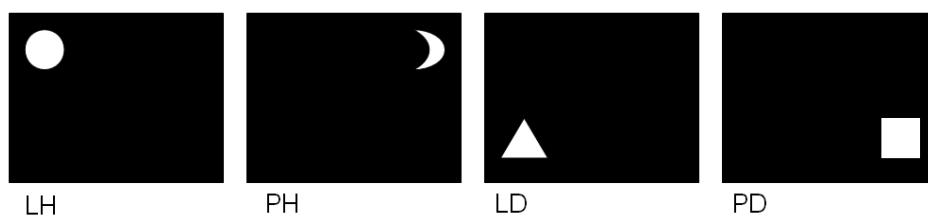
7.5.1. METODIKA

Před vstupem do tréninkové fáze byli holubi náhodně rozřazeni do dvou skupin, podle úlohy, na kterou byli trénováni. První skupina byla trénována na úlohu s prostorovou informací o cíli, s názvem „Mapa“. Druhá skupina holubů byla připravována na úlohu bez prostorové informace, s názvem „Symboly“. Na počátku tréninku byli všichni holubi trénováni ve stejných podmínkách jako u pretréninku, tj. holuba od monitoru oddělovala deska z čirého skla. Prezentace byly navrženy v programu Power Point a skládaly se ze čtyř různých snímků obsahujících odměňovaný stimul (S+) a z celočerného (S-) snímku. Pro holuby ze skupiny „Mapa“ byl S+ stimulem velký bílý rámeček s bílým kolečkem o průměru 5 cm, umístěným vždy v jednom ze čtyř rohů rámečku (obr. 10). Tento stimul byl navržen jako abstraktní reprezentace reálného prostoru odpověďové desky. Pro holuby ze skupiny „Symboly“ byly S+ stimuly tvořeny bílými geometrickými obrazci. Tyto obrazce byly opět umístěny v rozích snímků (obr. 11), tak, že byly zobrazovány přímo za příslušným odměňovaným otvorem v desce. Snímky s S+ stimulem byly řazeny náhodně, avšak tak, aby bylo jejich zastoupení v každé prezentaci rovnoměrné. Po každém S+ snímku následoval S- snímek. Časování snímků bylo náhodné, S+ snímek trval 10 až 20s,

S- snímek trval 5 až 15s. Odměňováno bylo každé klovnutí do bílého kolečka v případě holubů ze skupiny "Mapa", u holubů ze skupiny "Symbols" to bylo každé klovnutí do bílého obrazce. Úspěšnost byla vypočítána jako poměr správných klovnutí do bílého bodu či obrazce vůči všem klovnutím do monitoru a to v době trvání S+ i S- stimulu. Sezení trvalo po dobu zájmu holuba o úlohu, minimálně však 15 a maximálně 30 minut.



Obr.10. S+ stimuly z prezentace pro holuby ze skupiny trénované na úlohu „Mapa“. Umístění odměňovaného místa na monitoru: LH- vlevo nahoře, PH-vpravo nahoře, LD- vlevo dole, PD-vpravo dole. Snímky jsou orámované a vytváří reprezentaci reálného prostoru v měřítku 1:1.



Obr. 11. S+ stimuly z prezentace pro holuby ze skupiny trénované na úlohu „Symbols“. Umístění odměňovaného místa na monitoru: LH- vlevo nahoře, PH-vpravo nahoře, LD- vlevo dole, PD-vpravo dole. Každý grafický symbol označuje jedno ze 4 odměňovaných míst na monitoru.

Když se holubi naučili odpovídat do diskrétních odpověďových míst s minimální úspěšností 80% ve třech po sobě jdoucích sezeních, či absolvovali alespoň 10 sezení, byla skleněná deska oddělující Skinnerův box od monitoru nahrazena průhlednou plastovou deskou se 4 otvory, které svým umístěním kopírovaly umístění odměňovaných stimulů na monitoru. Zároveň byla klasická počítačová obrazovka nahrazena dotykovou obrazovkou. Prezentace byly nově vytvořeny v programech Microsoft Visual Basic a Eclipse Classic 3.4.2. Vizuální návrh prezentací zůstal stejný jako na počátku tréninku, změnilo se však časování i řazení snímků a odměňované chování holuba. S+ stimul trval vždy 10s či do prvního klovnutí holuba do monitoru. Po něm následoval černý S- snímek po dobu 5s. Pokud holub v době trvání S+ stimulu odpověděl správně, vygeneroval se po S- snímku další S+ stimul náhodně. Pokud holub v době trvání S+ snímku klovnul do monitoru mimo odměňovanou pozici či neklovnul vůbec, vygeneroval se po mezeře opět tentýž S+ stimul.

Toto uspořádání mělo vést k tomu, aby se holubi naučili odpovídat do všech promítaných pozic. Po 60 S+ stimulech, včetně těch, které se opakovaly, se prezentace automaticky ukončila. Za odpověď bylo považováno první klovnutí holuba do obrazovky po zobrazení stimulu, ať již holub klovnul v době trvání stimulu či při následném celočerném snímku. Druhé a další klovnutí již nebyla považována za odpověď na stimul. Např. pokud holub klovnul chybně v době trvání S + stimulu a při následujícím S- snímku odpověděl do správného otvoru, do výsledku byla započítána pouze chybná odpověď. Správná odpověď byla bezprostředně odměněna zrnem hrachu, které spadlo se stejnou pravděpodobností do jednoho ze dvou krmítek. Úspěšnost byla opět hodnocena jako procentuální poměr správných odpovědí ze všech odpovědí. Ukázalo se, že pokud se holubi snažili řešit promítanou úlohu, pak byl minimální počet podaných odpovědí ve většině případu více než 7 klovnutí za sezení. Aktivní sezení s počtem odpovědí 7 a méně proto byla hodnocena jako neúspěšná, s číselnou hodnotou 0%. Když holubi opět dosáhli úspěšnosti 80% a více minimálně ve třech po sobě následujících sezeních, byli zařazeni do fáze testování.

7.5.2. POKUSNÍ JEDINCI

V první fázi tréninku, kdy holubi klovali do promítaných stimulů přes skleněnou desku a prezentace byly spouštěny v programu Power Point, bylo trénováno 9 holubů, kteří úspěšně prošli pretréninkem (nad 80% správných odpovědí v pretréninkových sezeních). Další tři samci (číslo 20, 880 a 890), kteří rovněž uspěli v pretréninku, uhynuli ještě před počátkem tréninkové fáze. Jedna samice (3984) nebyla zahrnuta do tréninku z důvodu opakovaných problémů s přijímáním odměny z krmítek v boxu. Pokusná skupina byla doplněna o 5 šestitýdenních mláďat, která neprošla pretréninkem, ale byla trénována přímo na odpovídání do výše popsaných diskrétních bílých bodů. V druhé fázi tréninku, ve které byla skleněná deska nahrazena průhlednou plastovou deskou s otvory a generování S+ stimulů bylo závislé na klovnutích holuba do dotykové obrazovky, k dosud trénovaným holubům přibyla tři mláďata (3222, 3223, 3224) vylíhnutá v našem holubníku. Tito ptáci neprošli pretréninkem ani fází tréninku se skleněnou deskou před monitorem. Od počátku byli trénováni na klovaní do dotykové obrazovky skrz otvory v průhledné desce (tab. 4).

7.5.3. VÝSLEDKY

Všichni holubi, kromě tří nejmladších ptáků, zpočátku nedokázali odpovídat na všechny promítané S+ stimuly v prezentaci, ale naopak se učili jednotlivé pozice postupně. S+ stimul byl považován za zvládnutý, pokud jej holub dokázal zodpovědět v 90 % případů jeho zobrazení v prezentaci. Pozicí, do které se všichni jedinci naučili klovat nejdříve, bylo bílé kolečko v levém horním rohu snímku (stimul LH). K jeho zvládnutí potřebovali průměrně 2,11 aktivních sezení. Následně se holubi naučili klovat do bílého kolečka, resp. bílého měsíce, v pravém horním rohu snímku (stimul PH). K naučení obou horních pozic potřebovali průměrně 4,44 aktivních sezení. Nakonec holubi začali odpovídat i do obou dolních pozic (stimuly LD a PD). Kromě jediné holubice (852), která se naučila klovat do levého spodního bodu o 2 sezení dříve než do pravého spodního bodu, se holubi již naučili klovat do obou spodních bodů během jediného sezení. Ptáci potřebovali průměrně 10 aktivních sezení k zvládnutí celé tréninkové úlohy. Tři holubi, zařazení do experimentu až ve fázi odpovídání do stimulů skrz odpověďové otvory, se naučili klovat do všech čtyř promítaných stimulů během jednoho sezení. Tomuto úspěšnému sezení však předcházelo 3 až 5 aktivních sezení, při nich ptáci ještě nezvládli žádnou z promítaných pozic. Všichni ptáci s pretréninkem, s výjimkou samice, která během tréninku uhynula, se naučili odpovídat do všech 4 pozic v první fázi tréninku, kdy byl monitor chráněn skleněnou deskou. Úspěšně také zvládli přechod na odpovídání do dotykové obrazovky v druhé fázi tréninku. Pouze holubice 887 se nenaučila klovat do monitoru skrz odpověďové otvory a přestala jevit zájem o úlohu. Po 10 sezeních, v nichž nebyla aktivní, byla tato samice z dalších pokusů vyřazena. Ze skupiny připravované na úlohu „Mapa“ uspělo v tréninku 7 holubů z 9 trénovaných. Ze skupiny trénované na úlohu „Symboly“ uspěly 4 ptáci z 8. Z celkového počtu 17 trénovaných jedinců splnilo požadované kritérium úspěšnosti 11 zvířat (tab. 4).

Z holubů, kteří prošli pretréninkem, se naučili odpovídat do všech čtyř stimulů všichni ptáci s výjimkou samice, která během učení všech čtyř pozic uhynula. Z 8 holubů, kteří byli zařazení přímo do tréninku, ať již do jeho první fáze (holubi 3831, 4118, 4119, 16864, 15865) či až druhé fáze (holubi 3222, 3223, 3224) se úlohu naučilo 5 zvířat (tab.4).

Pohlaví	Holub	Věk ¹	Rok	Skupina	LH ²	LH,PH ²	LH,PH,LD,PD ²	Aktivní sezení	Sezení celkem	A.sez. (%) ³
♂	851*	24	2008	Symboly	1	3	5	15	23	65,22
♀	852*	24	2008	Mapa	3	9	35	37	42	88,10
♀	881*	13	2008	Symboly	1	3	4	22	26	84,62
♀	887*	13	2008	Mapa	1	3	6	12	29	41,38
♂	889*	15	2008	Mapa	3	3	10	26	31	83,87
♀	2947*	18	2008	Symboly	3	12	-	13	15	86,67
♀	3134*	18	2008	Symboly	4	4	10	25	32	78,13
♀	3985*	15	2008	Mapa	1	1	3	24	29	82,76
♀	3995*	15	2008	Mapa	2	2	7	20	31	64,52
♂	3831◇	1.5	2008	Symboly	-			6	13	46,15
♂	4118◇	1.5	2008	Symboly	4	6	-	13	19	68,42
♂	4119◇	1.5	2008	Mapa	5	-	-	8	11	72,73
♀	15864◇	1.5	2008	Symboly	-			7	13	53,35
♀	15865◇	1.5	2008	Mapa	-			1	11	9,03
♂	3222♦	2.5	2009	Mapa	4	4	4	15	17	88,24
♂	3223♦	4	2009	Mapa	5	5	5	9	16	56,25
♀	3224♦	3	2009	Symboly	3	3	3	16	16	100,0

¹ Věk při vstupu do tréninku v měsících

² Počet aktivních sezení, která ptáci potřebovali ke zvládnutí jednotlivých stimulů.

³ Aktivní sezení z celkového počtu sezení v procentech

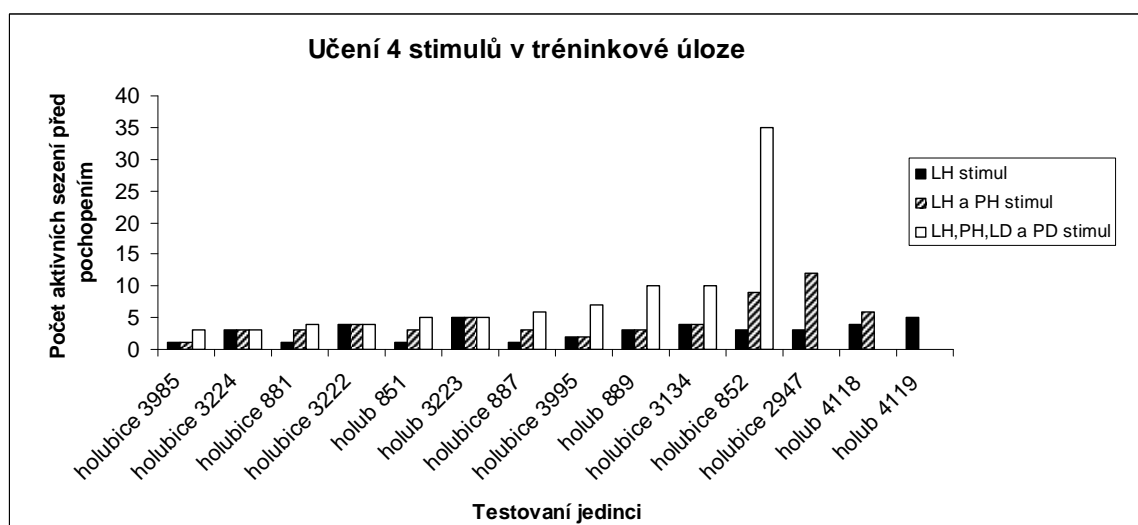
* Holubi, kteří prošli pretréninkem

◇ Nově zakoupení holubi, kteří neprošli pretréninkem

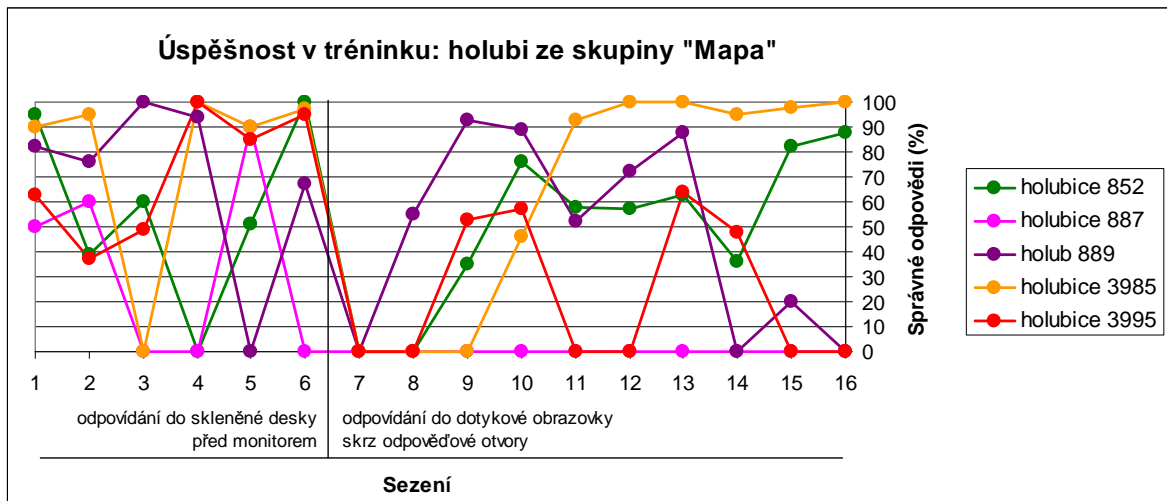
♦ Mláďata z vlastního chovu, která neprošla pretréninkem ani fází tréninku s klováním do skleněné desky

- Holub během tréninku uhynul (holubice 2947) či nedosáhl požadovaného kritéria úspěšnosti.

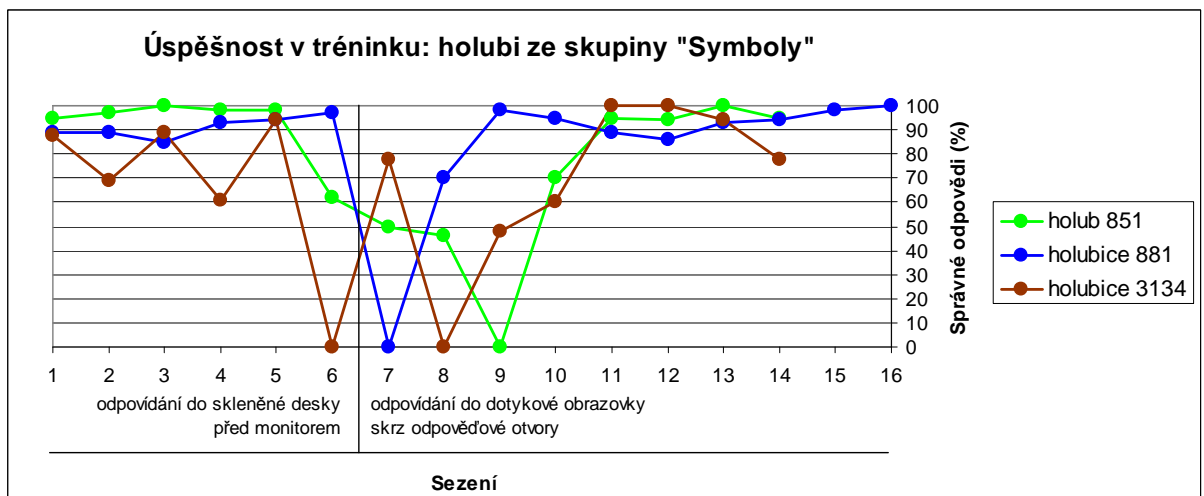
Tab. 4. Holubi testovaní v tréninkové úloze. Údaje shrnují výsledky za obě fáze tréninku. Světlou kurzívou jsou označeni holubi, kteří nesplnili požadované kritérium úspěšnosti v tréninkové úloze a byli z pokusu vyřazeni. Trénink byl zahájen na podzim roku 2008.



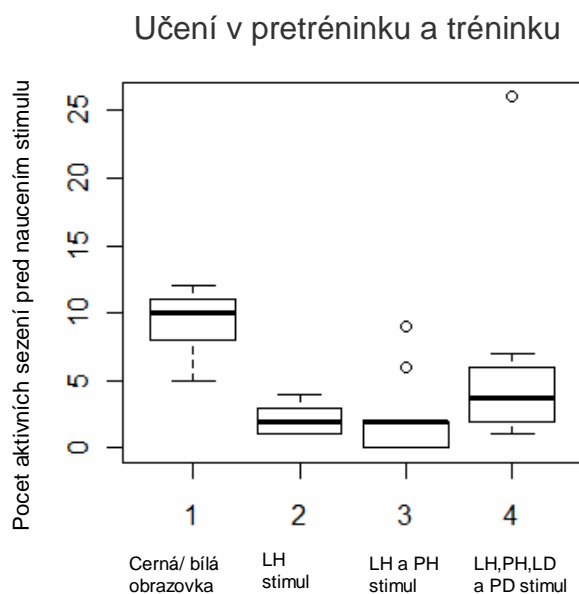
Obr.12. Počet aktivních sezení, který holubi potřebovali ke zvládnutí jednoho, dvou a všech čtyř promítnutých stimulů v tréninkové úloze.



Obr. 13. Úspěšnost holubů ze skupiny „Mapa“ v 6 posledních sezeních tréninku, při kterých holubi ještě odpovídali do skleněné desky a 10 bezprostředně následujících sezeních závěrečné fáze tréninku, ve které již holubi odpovídali přímo do dotykové obrazovky skrz odpověďové otvory. V grafu jsou zahrnuti pouze holubi, kteří se v první fázi tréninku naučili odpovídat do všech 4 pozic.



Obr.14. Zobrazení dosažené úspěšnosti holubů ze skupiny „Symboly“ v 6 posledních sezeních tréninku, při kterých holubi ještě odpovídali do skleněné desky a 10 bezprostředně následujících sezeních závěrečné fáze tréninku, ve které již holubi odpovídali přímo do dotykové obrazovky skrz odpověďové otvory. V grafu jsou zahrnuti pouze holubi, kteří se v první fázi tréninku naučili odpovídat do všech 4 pozic



Obr. 15. Průměrný počet aktivních sezení, který holubi potřebovali ke zvládnutí jednotlivých typů stimulů v pretréninku a tréninku.

Vliv pretréninku na úspěšnost v tréninkové úloze byl analyzován Chí-kvadrát testem s Fisherovou korekcí. Prvním faktorem byl počet zvířat, která se úlohu naučila, resp. nenaučila. Druhým faktorem byl počet ptáků, kteří prošli, resp. neprošli fází pretréninku. Pozitivní vliv pretréninku na úspěšnost v tréninku byl průkazný ($\chi^2 = 7.273$, $p = 0.007$, $\alpha = 0.05$). Dále byla analyzována korelace mezi procentuálním poměrem aktivních sezení v pretréninku a procentuálním poměrem aktivních sezení v tréninku u jednotlivých zvířat. Tato korelace se neprokázala ($r = 0.554$, $F = 3.261$, $p = 0.114$, $\alpha = 0.05$).

7.5.4. DISKUZE

Zajímavým zjištěním byl fakt, že se většina holubů učila promítané S+ stimuly postupně. Ve všech případech se naučili rychleji stimuly promítané v horní části obrazovky (LH a PH), ve výši hlavy stojícího holuba. Při pohybu holubů po boxu oba stimuly zůstávaly v jejich vizuálním poli. Holubi jim tak mohli věnovat pozornost snadněji, než stimulům, umístěným při dolním okraji obrazovky (LD a PD). Také klování do horní části obrazovky vyžadovalo méně energie, než sklánění se ke spodnímu okraji. Holubi pravděpodobně nevnímali celou plochu obrazovky současně. Neprojevilo se proto očekávaný vliv pretréninku, tedy odpovídání do jakékoliv bílé značky na ploše monitoru již v prvních sezeních díky předchozí asociaci bílé barvy s odměnou. Pretrénik však

umožnil vybrat zvířata, které měla dispozice pro učení operantním podmiňováním, ať již díky potřebné motivaci či dostatečným kognitivním schopnostem. Samotný vliv pretréninku na úspěšnost v tréninkové úloze je však i přes svou statistickou průkaznost diskutabilní, protože byla porovnávána zvířata s odlišnou historií. Část jedinců bez pretréninku pocházela od jiného chovatele a v době zahájení tréninku si teprve získávala sociální postavení v již existující skupině holubů. Naopak tři nejmladší holubi bez pretréninku pocházeli z našeho chovu a neprošli stresem spojeným s přemístěním do jiné skupiny. Tito jedinci byli navíc zařazeni přímo do druhé fáze tréninku, využívající dotykovou obrazovku a desku s odpověďovými otvory. Je proto obtížné zdůvodnit rychlé učení těchto tří mlád'at, která se naučila odpovídat do všech čtyř pozic během jednoho sezení. Z pořízených videozáznamů je patrné, že všechna mlád'ata v počátečních sezeních v boxu intenzivně explorovala a bílý bod, který po klovnutí zmizel, vzbudil jejich pozornost a zároveň signalizoval správnou odpověď ještě před podáním odměny. Tento faktor mohl výrazně urychlit učení všech 4 bodů. Okamžitá změna stimulu však byla možná až při použití dotykového monitoru.

Odpovídání do čtyř diskretních bílých obrazců mohl pretrénink paradoxně ztížit, protože si holubi během něj navykli klovat do oblíbených míst na obrazce/ mohli si vybrat odpověďové místo. V pretréninku většinou klovali pouze do horní části bílého S+ snímku. Toto chování bylo do určité míry korigováno dvěma různými místy, kam padala odměna. Holubi byli proto motivováni střídavě odpovídat do levé horní a pravé horní části obrazovky. Podobnou strategii odpovídání si přenesli i do tréninkové fáze, což také mohlo vést k počáteční ignoraci spodních bodů. Obtížnost tréninkové úlohy spočívala v tom, že bílá barva už vymezovala nejen časový interval, ve kterém mohl holub dostat odměnu za klovnutí do obrazovky, ale nově také definovala místo, kam klovnout. Holubi, kteří neprošli pretréninkem, si nenesli již naučenou strategii a učení tréninkové úlohy pro ně mohlo být z tohoto pohledu snazší.

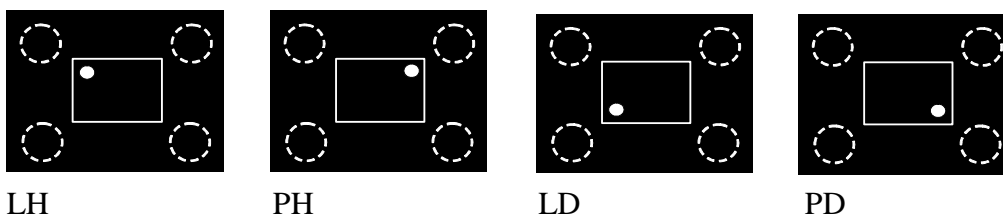
U všech zvířat došlo k propadu v úspěšnosti při přechodu z fáze se skleněnou deskou na fázi s deskou s odpověďovými otvory. Hlavním důvodem byla počáteční averze ke klovnutí skrz otvory v desce, kterou však ptáci až na výjimky překonali. Změněné nastavení prezentace (časování, odměna jen za první klovnutí), holubům nečinilo výraznější potíže, protože po zvládnutí odpovídání skrz otvory v desce dosáhli své původní úspěšnosti v úloze velice rychle. Ochota k řešení úlohy, vyjádřená poměrem aktivních sezení, byla vysoce individuální a zřejmě odrážela i aktuální zdravotní stav zvířete, roční období, sociální stres atd.

Nekovářová et al. (2006a) doložila, že potkani, trénovaní ve stejné úloze jako holubi, dosahovali vyšší úspěšnosti v odpovídání do čtyř různých tvarů, než v odpovídání do čtyř stejných bodů. Rozdíl zdůvodňuje soustředěním bílé barvy symbolů v jediném místě obrazovky, které usnadnilo identifikaci odměňovaného místa. V případě trénovaných holubů nelze objektivně zhodnotit, který typ stimulu se zvířata učila snadněji, protože v každé skupině zvířat bylo odlišné zastoupení zvířat s různou experimentální historií. Z pozorování během tréninku však vyplývá, že se holubi učili odpovídat do bílých bodů stejně snadno jako do bílých tvarů.

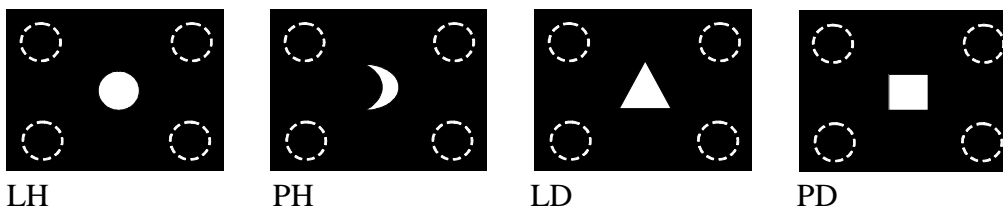
7.6. První fáze testování

7.6.1. METODIKA

Ptáci byli testováni ve stejných podmínkách jako v druhé fázi tréninku. Prezentace byly promítány na dotykové obrazovce, před kterou byla umístěna plastová průhledná deska se 4 otvory. Délka prezentace byla opět omezena počtem 60 zobrazených S+ stimulů. S+ stimul trval vždy 10s či do první odpovědi holuba a byl následován S- stimulem po dobu 5s. Každý ze stimulů se opakoval, dokud na něj holub neodpověděl správně. Po správné odpovědi se vygeneroval další stimul náhodně. Odměňována byla jen správná odpověď. Oproti tréninkové fázi se změnilo pouze promítané S+ stimuly. U holubů ze skupiny trénované na odpovídání do čtyř stejných bílých bodů v bílém rámečku (úloha „Mapa“), byl celý tento stimul zmenšen a umístěn na střed obrazovky (obr. 16). Ze stimulu se tak stal jednoduchý plánec desky s odpověďovými otvory (viz. schéma pokusu). Stejně jako v tréninku, každý snímek obsahoval vždy jen jeden z bílých bodů, odkazující na příslušný odpověďový otvor. U holubů, trénovaných na odpovídání do čtyř bílých geometrických tvarů (úloha „Symboly“), byly tyto tvary umístěny na střed obrazovky (obr. 17). Odměňovaným místem byl vždy otvor v desce, za kterým byl tvar původně umístěn. Z tvarů se staly symboly jednotlivých odpověďových otvorů (viz. schéma pokusu).



Obr. 16. Stimuly v úloze „Mapa“. Bílé kolečko v rámečku označuje odpovídající otvor v plastové desce. Otvory jsou znázorněny přerušovanou čarou. Pozice odměňovaných otvorů: LH - vlevo nahoře, PH - vpravo nahoře, LD - vlevo dole, PD - vpravo dole.



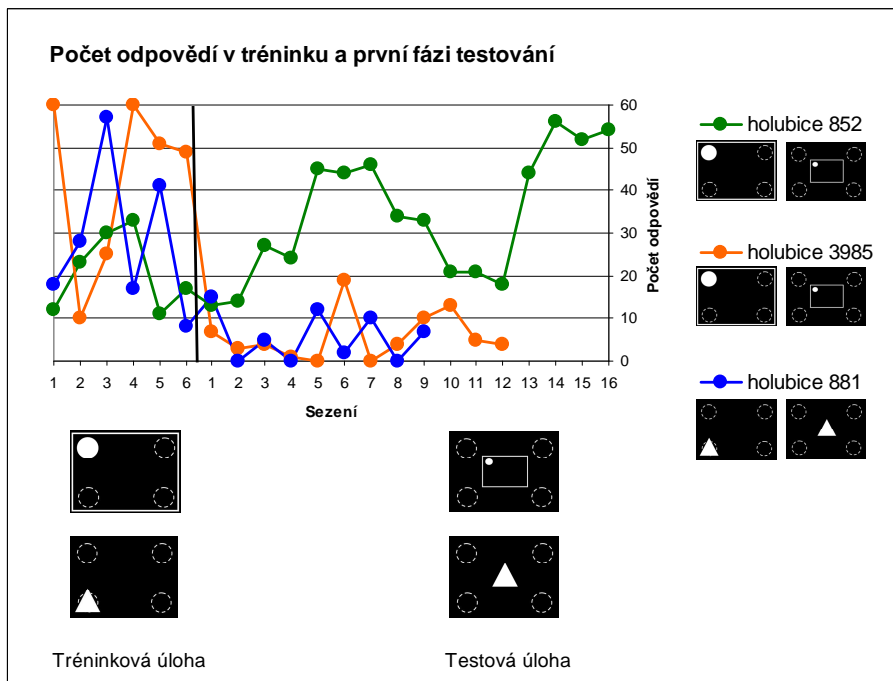
Obr. 17. Stimuly v úloze „Symbols“. Tvary symbolizují jednotlivé otvory. Otvory jsou znázorněny přerušovanou čarou. Pozice odměňovaných otvorů: LH - vlevo nahoře, PH - vpravo nahoře, LD - vlevo dole, PD - vpravo dole.

7.6.2. POKUSNÍ JEDINCI

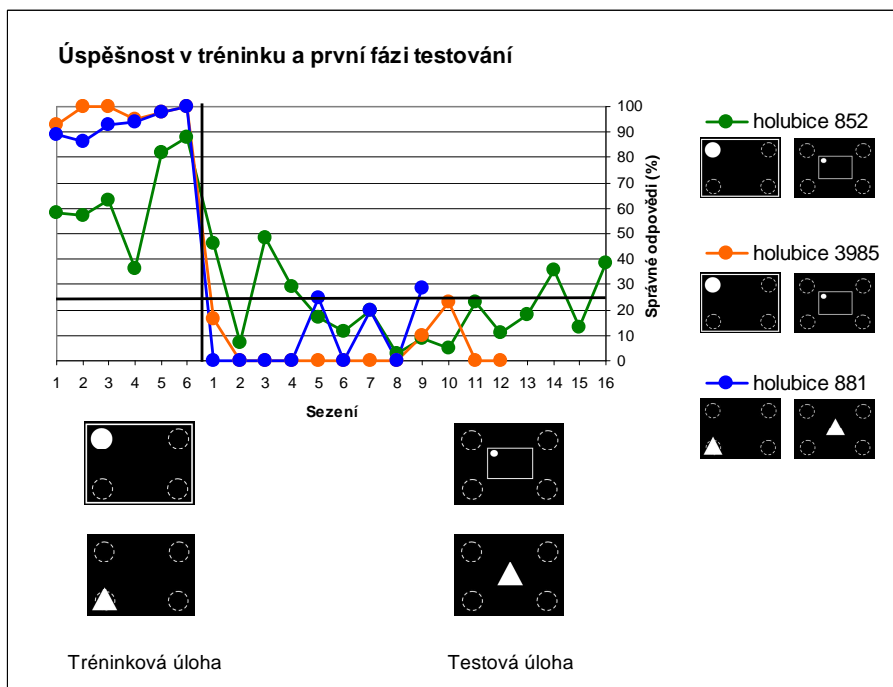
Do testování bylo zahrnuto celkem 8 holubů, kteří úspěšně prošli tréninkem (úspěšnost 80% a více). V úloze „Mapa“ byly testovány samice 852, 3985 a samci 889 a 3222. Úloha „Symbols“ byla promítána samicím 881, 3134 a 3224 a samci 851. Zbývající holubi, kteří rovněž dosáhli požadované úspěšnosti v tréninkové fázi (3223 a 3995) nebyli zahrnuti do testování z důvodu dlouhodobě nestabilní výkonnosti.

7.6.3. VÝSLEDKY

Všichni testovaní ptáci měli tendenci klovat přímo do promítaného stimulu, tj. do středu plastové desky. Holubi 889, 3134, 3222 a 3224 neklovali do žádného z odpověďových otvorů. Nebylo proto možné u nich spočítat úspěšnost. Pouze holubice 852, 881 a 3985 zkoušely klovat i do odpověďových otvorů (obr. 18). Jen dvě z těchto samic přesáhly hranici úspěšnosti 40%, samice 852 ve dvou sezeních a samice 3985 v jednom sezení (obr.19). Holubi dostali celkem 6 až 16 sezení.



Obr. 18. Přejdem z tréninkové úlohy na testovou úlohu došlo u holubic 852 a 3985 k výrazné snížení počtu odpovědí. Naopak holubice 852 přes velké výkyvy odpovídala v testových sezeních více, než na konci tréninkové fáze.



Obr. 19. Přejdem z tréninku na testování došlo u holubic 852, 881 a 3985 k značnému poklesu úspěšnosti. Sezení s méně jak 7 odpověďmi byla hodnocena jako neúspěšná (správné odpovědi = 0%). Silnou vodorovnou čarou je vyznačena 25% teoretická úspěšnost při náhodném odpovídání.

7.6.4. DISKUZE

Holubi reagovali na testovou úlohu výrazným zhoršením oproti výsledkům dosahovaným v závěrečné fázi tréninku. Po několika sezeních se ukázalo, že holubi většinou považovali za odpověďová místo promítnutý bílý bod, resp. barevný tvar, ale ne odpověďové otvory. Protože však v předchozím tréninku byly posilovány obě možné asociace, tento výsledek ještě neznamenal selhání v úloze. Propad v úspěšnosti byl doprovázen snížením motivace k plnění úlohy, která se projevila značným poklesem v počtu odpovědí oproti tréninkové fázi (holubice 3985 a 881) či zvýšenými výkyvy v počtu odpovědí mezi jednotlivými sezeními (holubice 852). U holubů 887, 3223 a 3995 vedl až k naprosté rezignaci na řešení úlohy. Holubům byly proto během následujících 11 až 12 sezení promítány zjednodušené verze úlohy, tzv. mezikrok. Důvodem byla snaha zabránit ztrátě zájmu o úlohu u zbývajících jedinců a naučit holuby odpovídat do odpověďových míst.

Odlišné výsledky byly zaznamenány u potkanů, testovaných ve stejných úlohách. Zatímco jedinci, testovaní v úloze "Mapa" dosáhli již v prvním sezení více jak 40% úspěšnosti, zvířata testovaná v úloze "Symboly" dosahovala 29 % úspěšnosti. Tento výsledek se blížil hranici náhodného odpovídání a byl srovnatelných s výsledky holubů v obou typech úloh. Na rozdíl od většiny holubů však u potkanů nedošlo k výraznému poklesu počtu odpovědí, které by vyžadovalo zařazení mezikroku (Nekovářová et al. 2006a).

Dva jedinci makaků (*Macaca mullata*) testovaní ve stejných úlohách zpočátku také volili strategii náhodného odpovídání. První samec, testovaný v úloze "Mapa", měl v prvním sezení úspěšnost 27%. Druhý makak dosáhl pouze 11% úspěšnosti. Po 19 sezeních první samec zvýšil svou úspěšnost na 35%, druhý samec pak na 41%. Od dvacátého sezení byli oba makaci za špatné odpovědi trestáni prodlouženým trváním neodměňovaného S-stimulu. Za těchto podmínek dosáhl první samec 82% úspěšnosti a druhý samec 68% úspěšnosti. Efekt trestu v tomto případě značně zvýšil motivaci opic ke správnému odpovídání (Nekovářová et al. 2006b). Tento způsob zpětné vazby nebyl použit v žádné fázi testování holubů, protože při ztížení úlohy pokusní ptáci velmi snadno ztráceli zájem o její řešení a přestávali odpovídat.

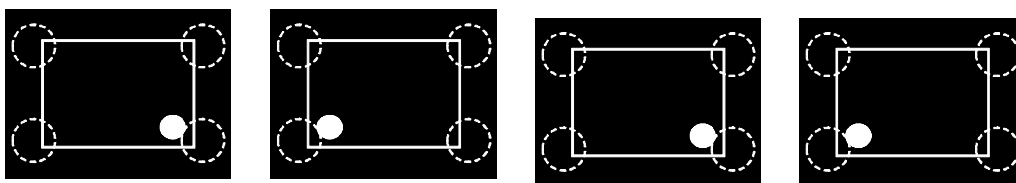
7.7. Mezikrok

7.7.1. METODIKA

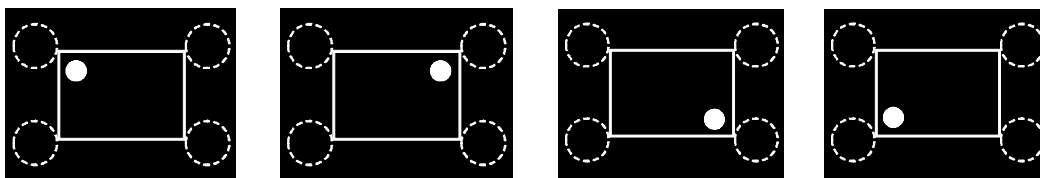
U ptáků testovaných v úloze „Mapa“ byl stimul zmenšen jen částečně, a to ve dvou krocích: „Mapa - mezikrok 1“ (obr. 20 A) a „Mapa - mezikrok 2“ (obr. 20 B). Holubům ze skupiny „Symboly“ byl přidán další klíč k rozlišení jednotlivých symbolů a to barva. Tito ptáci dostali 7 - 15 nových tréninkových sezení, při kterých byl barevný symbol umístěn přímo za příslušným odpověďovým otvorem (obr. 20 C). Po nich následovala sezení se zjednodušenou testovací úlohou „Symboly – mezikrok“. Zjednodušení spočívalo v posunutí barevných tvarů mimo odpověďový otvor, ale stále v blízkosti odměňovaného místa (obr. 20 D). Po několika sezeních s těmito zjednodušenými úlohami byly ptákům opět promítány testové úlohy, popsané v předcházející kapitole (První fáze testování). V úloze „Symboly“ však byly bílé tvary nahrazeny barevnými. Z důvodu odlišení takto pozměněné úlohy od původního návrhu, bude nová úloha v textu dále nazývána „Symboly barevné“ (obr. 20 E). Holubi byli testováni průměrně 2x až 3x týdně. Sezení se úlohami „Mapa - mezikrok 1“ a „Mapa - mezikrok 2“ probíhala souběžně. Holubice 852 a 3985 tak byly během jednoho týdne testovány vždy v obou typech zjednodušené úlohy.

7.7.2. POKUSNÍ JEDINCI

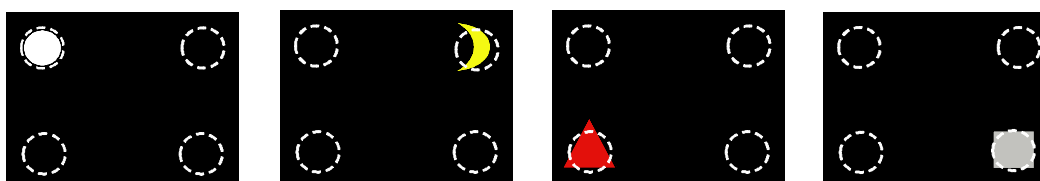
V mapové úloze byli testováni holubi 851, 881, 3134, a 3224. V úloze se symboly byli testováni ptáci 852, 889, 3222 a 3985.



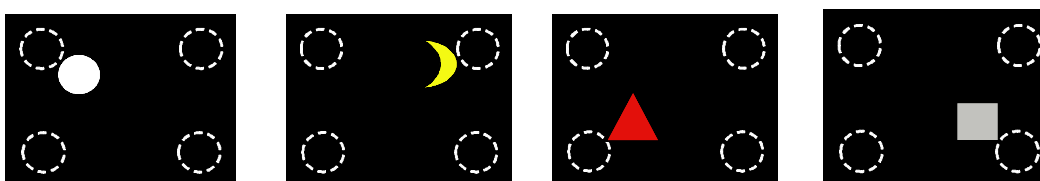
A) „Mapa - mezikrok 1“



B) „Mapa - mezikrok 2“



C) Stimuly použité v nových tréninkových sezeních holubů odpovídajících na symboly.



D) „Symboly - mezikrok“



E) „Symboly barevné“

Obr. 20. Stimuly použité v mezikroku, nových tréninkových sezeních a v druhé fázi testování.

7.7.3. VÝSLEDKY

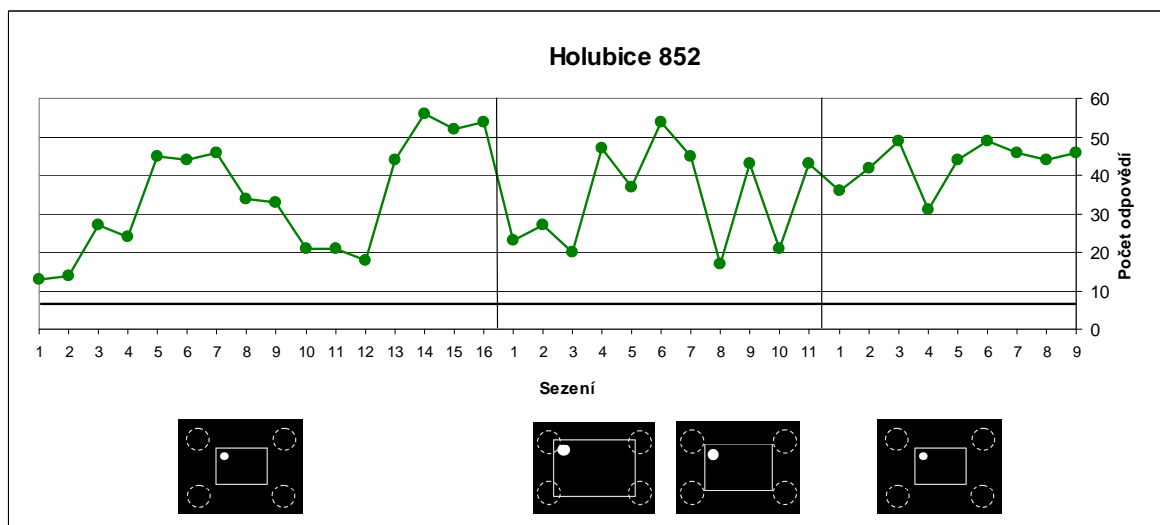
Z holubů trénovaných na úlohu „Mapa“ dosáhly požadované 50% úspěšnosti ve zjednodušených verzích testové úlohy „Mapa - mezikrok 1“ a „Mapa - mezikrok 2“ dvě samice, 852 a 3985. Samec 889 byl během této fáze pokusu vyřazen ze zdravotních důvodů a samec 3222 nedosáhl požadované úspěšnosti. Ze skupiny holubů trénovaných na úlohu „Symboly“ úspěšně zvládla přechod z bílých tvarů na barevné pouze holubice 881. Zbývající holubi (3134, 851 a 3224) již nedosáhli minimální úspěšnosti 80% v odpovídání

na barevné tvary promítané přímo za odpověďovými otvory a byli z dalšího testování vyřazeni.

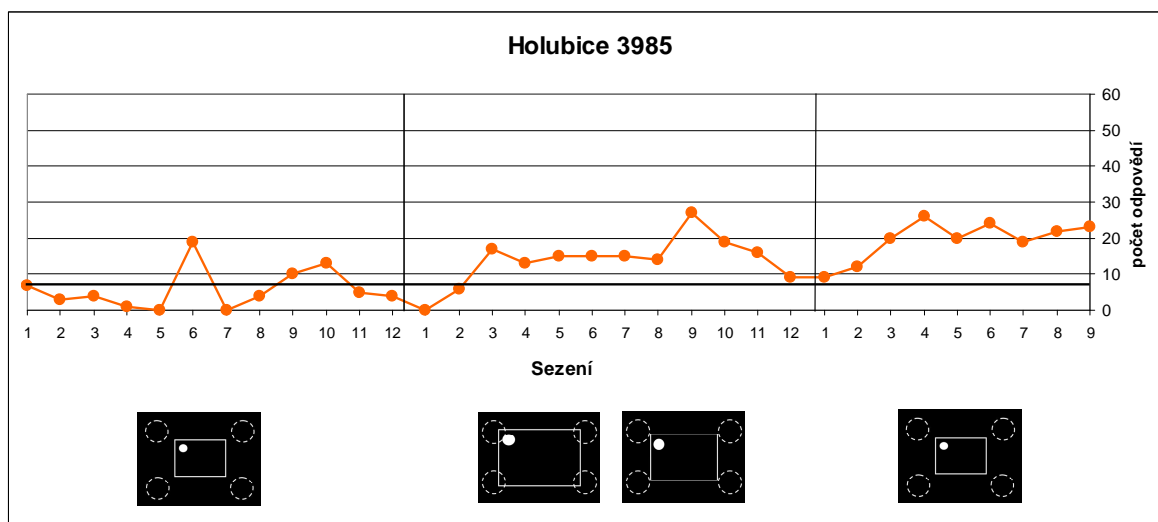
Zařazení mezikroku „Mapa - mezikrok 1“ , „Mapa - mezikrok 2“ pomohlo holubici 852 zvýšit průměrný počet odpovědí za sezení z 34,13 v první fázi testování na 43 v druhé fázi testování a dále výrazně snížit kolísání počtu odpovědí mezi jednotlivými sezeními závěrečné fáze testování (obr. 21).

Holubici 3985 pomohlo zjednodušení úlohy zvýšit průměrný počet odpovědí za sezení z 5,83 v první fázi testování na 20,75 v druhé fázi testování. Kolísání počtu odpovědí této holubice mezi jednotlivými sezeními první fáze testování, mezikroku a druhé fáze testování se však příliš nelišilo (obr. 22).

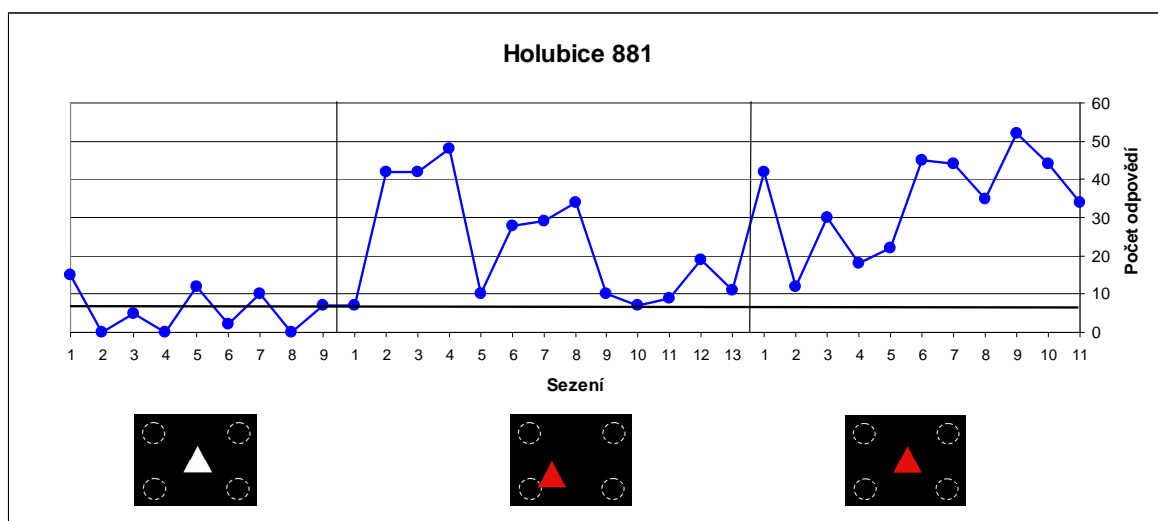
Zařazení úlohy „Symboly - mezikrok“ zvýšilo frekvenci odpovídání také u holubice 881, která v sezeních první fáze testování podávala průměrně 5,67 odpovědí a v druhé fázi již průměrně 34, 36 odpovědí. Kolísání počtu odpovědí u této samice naopak mírně vzrostlo po zařazení mezikroku (obr. 23).



Obr. 21. Počet odpovědí v sezeních první fáze testování, mezikroku a druhé fáze testování: holubice 852.



Obr. 22. Počet odpovědí v sezeních první fáze testování, mezikroku a druhé fáze testování holubice 3985.



Obr. 23. Počet odpovědí v sezeních první fáze testování, mezikroku a druhé fáze testování holubice 881.

7.7.4. DISKUZE

Použití zjednodušených úloh „Mapa - mezikrok 1“ a „Mapa - mezikrok 2“ pomohlo testovaným holubicím naučit se odpovídat výhradně do odpověďových otvorů. Tento krok byl nezbytný k testování schopnosti orientace podle promítaných stimulů. Zbývajícím testovaným holub 3222 v průběhu mezikroku ztratil zájem odpovídat a byl znovu testován v tréninkové úloze. Po 10 sezeních při nichž neodpovídal byl z dalšího testování vyřazen.

Problematické se ukázalo být přidání barvy jako dalšího rozlišovacího znaku v úloze „Symboly“. V některých kognitivních úlohách se ptáci spoléhali na barvu

orientačního bodu více než na tvar (Kelly and Spetch 2004). Byl zde proto předpoklad snazší prostorové orientace podle různobarevných symbolů než stejnobarevných, při současném zachování konceptu úlohy, založené na prostorové orientaci podle vlastností orientačních bodů. Holubi 851, 3134 a 3224 však odmítali klovat do některých symbolů v úloze „Symboly barevné“ a postupně rezignovali i na odpovídání v původní úloze „Symboly“. Z tohoto důvodu jmenovaní holubi nebyli dále testováni. Naopak holubice 881 se naučila odpovídat do všech barevných tvarů a po zařazení mezikroku dosáhla v úloze „Symboly barevné“ relativně vysoké úspěšnosti 50%. Zůstává otázkou, zda ztráta motivace u ostatních holubů ze skupiny se symboly byla způsobena přímo barvami a jejich výběrem či změnou v úloze obecně. Selektivní averze, resp. preference pro klování do značek určitých barev byla později testována v samostatném pokusu.

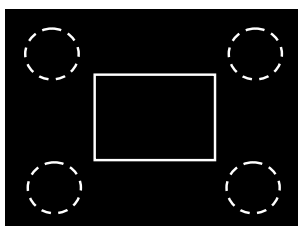
7.8. Druhá fáze testování

Po 11 až 13 sezeních se zjednodušenými testovými úlohami „Mapa - mezikrok 1“, „Mapa - mezikrok 2“ a „Symboly - mezikrok“ byly holubice opět testovány v úlohách „Mapa“ a „Symboly barevné“.

7.8.1. METODIKA

Pro testování byly použity stejné prezentace a jejich stejné nastavení jako v první fázi testování. Odměňována byla opět každá správná odpověď holuba. Po 9 až 11 sezeních s úlohami „Mapa“ a „Symboly barevné“ byla provedena 3 kontrolní sezení. Během nich byl holub testován ve dvou po sobě následujících prezentacích se shodným a pevně určeným řazením snímků. Snímků bylo v každé prezentaci pouze 8, ale zachováno bylo pravidlo opakování stejného stimulu až do správné odpovědi holuba i časování snímků. První z těchto dvou prezentací byla tzv. experimentální prezentace, ve které byly použity stejné stimuly, jako ve standardních sezeních úloh „Mapa“ a „Symboly barevné“. Každý se stimulů (LH, PH, LD, PD) se v prezentaci objevil dvakrát. Snímky byly náhodně seřazeny experimentátorem. Druhá prezentace, tzv. kontrolní, byla vytvořena z experimentální prezentace odstraněním klíčové informace pro nalezení odměňovaného otvoru v odpověďové desce. U kontrolní prezentace pro úlohu „Mapa“ byl ze všech snímků vymazán bílý bod, určující pozici aktuálně odměňovaného otvoru (obr. 24). U kontrolní prezentace pro úlohu „Symboly barevné“ byly barevné tvary u všech snímků nahrazeny

modrým křížkem, symbolem, s nímž se testovaná holubice dosud nesetkala (obr. 25). Řazení snímku zůstalo shodné s experimentální prezentací, sekvence odměňovaných otvorů proto zůstala zachována i v kontrolní prezentaci. Stimuly v kontrolní prezentaci však již nebylo možné vizuálně odlišit. U každého ze tří kontrolních sezení bylo zvolené jiné řazení snímků, aby se holubi nemohli naučit pořadí odměňovaných otvorů. V obou verzích prezentace byla odměňována každá správná odpověď. Délka prezentace byla dána výkonem testované holubice, čím rychleji dokázala správně odpovědět na všech 8 promítnutých stimulů, tím dříve byla prezentace ukončena.



Obr. 24. Stimuly použité v kontrolní prezentaci pro úlohu „Mapa“.



Obr. 25. Stimuly použité v kontrolní prezentaci pro úlohu „Symboly“.

7.8.2. POKUSNÍ JEDINCI

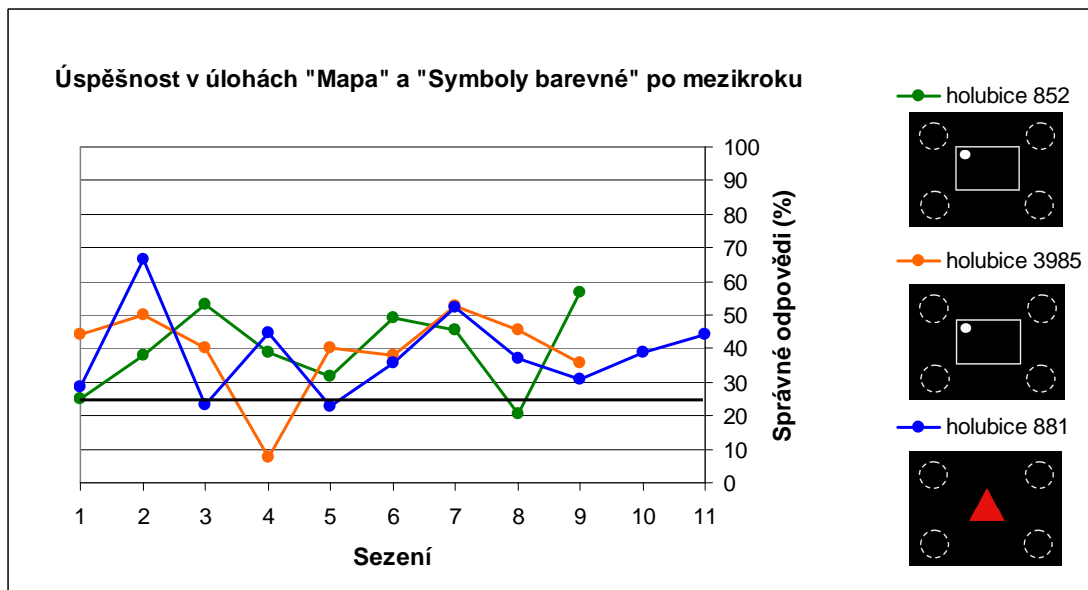
V této fázi pokusu byly testovány holubice 852, 881 a 3985.

7.8.3. VÝSLEDKY

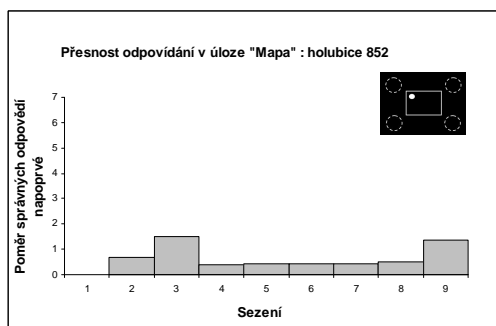
Všechny tři samice dosáhly požadované úspěšnosti 50 % správných odpovědí. Během 9 standardních sezení, kterými prošly všechny tři holubice, již nebyla patrná křivka učení. Úspěšnost u většiny sezení oscilovala mezi 20 a 50 %. Pouze holubice 881 přesáhla hranici 60% správných odpovědí při druhém sezení této fáze testování (obr. 26).

V této fázi testování byl hodnocen i počet stimulů, které se holubicím podařilo zodpovědět na první pokus, bez předchozích chybných odpovědí. Výsledkem v každém sezení byl poměr počtu odpovědí napoprvé ku odpovědím na druhý a další pokus. Z výsledků je patrné, že holubice 852 a 3985 dosahovaly přibližně stejného počtu správných

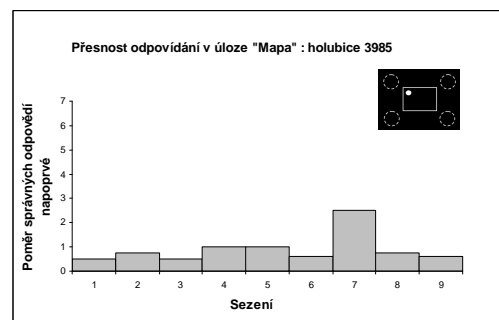
odpovědí napoprvé po celou dobu této fáze testování (obr. 27 A, B). Samice 881 odpovídala přesněji na počátku testování úlohy „Symboly barevné“ než v jeho závěru (obr. 27 C).



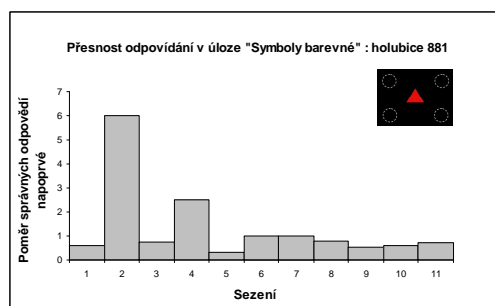
Obr. 26. Úspěšnost v testových sezeních po zařazení mezikroku. Holubice 852 a 3985 byly testovány v úloze „Mapa“, holubice 881 v úloze „Symboly barevné“.



A) Holubice 852



B) Holubice 3985



C) Holubice 881

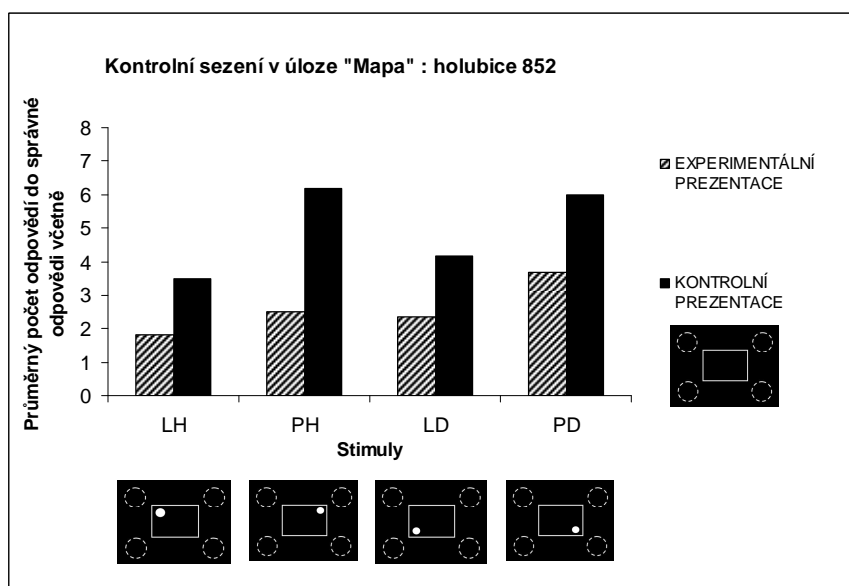
Obr. 27. Poměr správných odpovědí napoprvé vůči správným odpovědím, kterým předcházely chybné odpovědi. Holubice 852 v prvním sezení neodpověděla správně ani jedenkrát.

Výsledky kontrolních sezení ukazují, že všechny testované holubice měly signifikantně horší úspěšnost v kontrolních prezentacích než v experimentálních. Tento výsledek dokládá, že holubice pro svá prostorová rozhodnutí využívají informaci z promítaných stimulů (tab. 5 a obr. 28, 29 a 30).

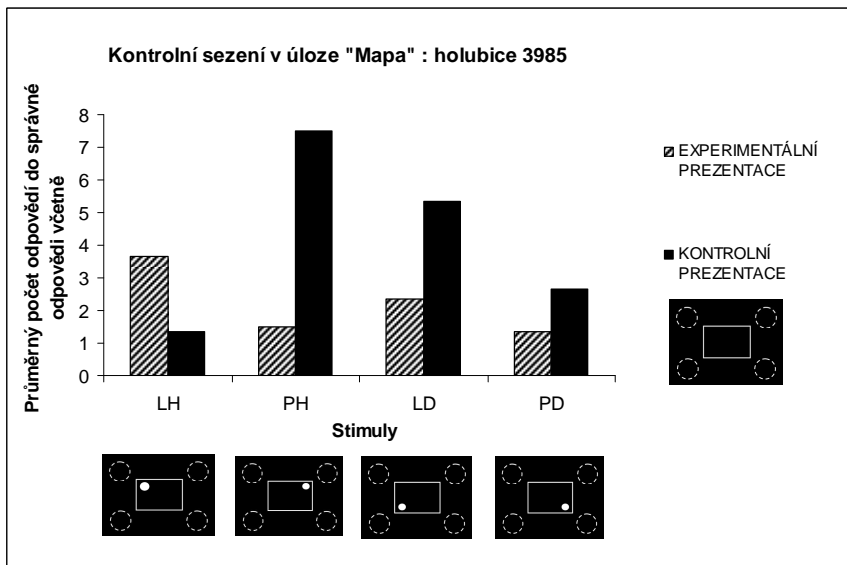
Data získaná z kontrolních sezení byla hodnocena v programu R metodou dvoucestná ANOVA se smíšenými efekty (linear mixed-effect model). Sledovanou proměnou byl počet chybných odpovědí před správným zodpovězením stimulu. Prvním faktorem byl typ prezentace, druhým faktorem byla uskutečněná sezení. U obou faktorů byla provedena opakovaná měření. Data byla před použitím v modelu zlogaritmována, aby se přiblížila náhodnému rozdělení. Na úspěšnost v odpovídání měl signifikantní vliv pouze typ prezentace ($F = 61.74$, $p = 0.016$, $\alpha = 0.05$). Průkazný nebyl ani vliv sezení ($F = 0.48$, $p = 0.652$, $\alpha = 0.05$), ani interakce obou faktorů ($F = 0.76$, $p = 0.527$, $\alpha = 0.05$).

ČÍSLO SEZENÍ	PREZENTACE	Holubice 852 "Mapa"	Holubice 3985 "Mapa"	Holubice 881 "Symboly bar."
1	EXPERIMENTÁLNÍ	38,71	47,06	42,11
2	EXPERIMENTÁLNÍ	32,00	40,00	47,06
3	EXPERIMENTÁLNÍ	42,11	80,00	36,36
1	KONTROLNÍ	13,79	23,08	23,53
2	KONTROLNÍ	25,81	36,36	16,33
3	KONTROLNÍ	26,67	5,56	16,67

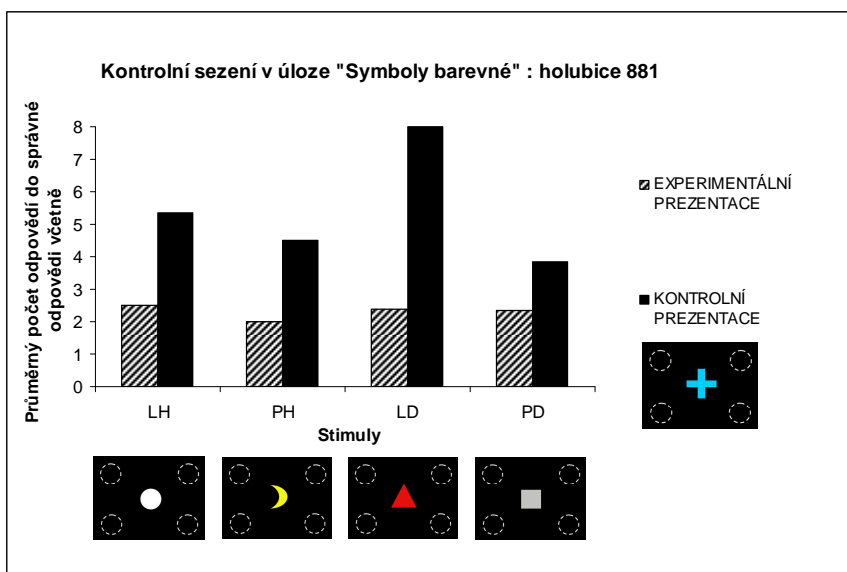
Tab. 5. Úspěšnost holubic v kontrolních sezeních úloh "Mapa" a "Symboly barevné" (%)



Obr. 28. Průměrný počet chybných odpovědí před zodpovězením snímku u jednotlivých stimulů kontrolní a experimentální prezentace ve 3 kontrolních sezeních úlohy „Mapa“: holubice 852.



Obr. 29. Průměrný počet chybných odpovědí před zodpovězením snímku u jednotlivých stimulů kontrolní a experimentální prezentace ve 3 kontrolních sezeních úlohy „Mapa“: holubice 3985.



Obr. 30. Průměrný počet chybných odpovědí před zodpovězením snímku u jednotlivých stimulů kontrolní a experimentální prezentace ve 3 kontrolních sezeních úlohy „Symboly barevné“: holubice 881.

7.8.4. DISKUZE

Z výsledků získaných během standardních sezení i kontrolních sezení je patrné, že holubice hledaly odměňované otvory na základě informací z promítaných stimulů. V této fázi pokusu nebyl patrný efekt učení a je pravděpodobné, že holubice již dosáhly své

maximální úspěšnosti v úloze dané obtížnosti. K zjištění, jakým způsobem holubice využívají promítané stimuly, byly provedeny manipulace stimulů, které jsou popsány v kapitole 7.9.

7.8.5. ANALÝZA CHYB

Při zobrazení každého stimulu měly holubice možnost odpovědět do čtyř potenciálně odměňovaných míst v odpověďové desce. Aktuálně odměňované však bylo pouze jedno místo. Holubice většinou klovlly několikrát chybně před odpovědí do správného otvoru. Podle pozice chybně zvoleného otvoru vůči aktuálně odměňovanému místu bylo možné chyby rozdělit do tří kategorií. První z nich byly chyby horizontální, které zahrnovaly klovnutí do otvoru ve stejné rovině, ve které se právě nacházel správný otvor. Druhou kategorií byly chyby vertikální, zahrnující klovnutí do otvoru ve stejné (levé či pravé) polovině obrazovky, ve které se nacházelo odměňované místo. Poslední kategorií byly chyby diagonální, mezi které patřila klovnutí do protějšího rohu obrazovky. Žádná samice však nechýbovala rovnoměrně do všech otvorů.

Vzhledem k tomu, že odpověďová deska i její zjednodušená mapa byly tvaru obdélníku, postaveného na své delší straně, otvory nebyly od sebe stejně vzdálené. Dvojice otvorů nad sebou byla umístěna vždy blíže k sobě, než dvojice otvorů vedle sebe. Pokud by holubice jednoduše chybovaly vždy do otvoru nejbližší správnému, všechny chyby by spadaly do kategorie vertikálních. Pokud by se holubice řídily jen geometrickou pozicí otvorů, převažovaly by diagonální chyby, tedy odpovědi do geometricky shodného, protějšího rohu desky. Tato strategie byla prokázána u potkanů, testovaných v obdélníkové aréně. Pokud byl cíl ukryt v jednom z rohů arény, zvířata hledala stejně intenzivně ve správném rohu i v geometricky neodlišitelném protějším rohu (Cheng and Gallistel 1984).

Z výsledků z tréninku je naopak patrné, že holubice preferovaly odpovídání do obou horních pozic jednoduše proto, že klovaní do horních otvorů bylo pohodlnější než do dolních. V analýze chyb by se tato strategie projevila převahou chyb horizontálních, alespoň u dvou horních stimulů. Dalším faktorem, který také ovlivňoval výběr chybných otvorů, byla individuální preference pro konkrétní odpověďová místa.

Z analýzy chyb v úloze „Mapa“ vyplývá, že obě holubice se mezi sebou lišily v poměrech jednotlivých typů chyb a zároveň chybovaly jinak u každého ze 4 promítaných stimulů. U dvou horních stimulů (LH a PH) dělala holubice 852 nejčastěji horizontální chybu. Při stimulu PH chybovala celkově mnohem více, než při stimulu LH. U levého a pravého dolního stimulu (LD a PD) chybovala holubice nejčastěji do horních otvorů.

Nejvíce chyb z celkového počtu spadalo do kategorie diagonálních. Nejčastěji samice 852 chybovala do otvorů v levé straně odpověďové desky (tab. 6).

Holubice 3985 se nejčastěji dopouštěla diagonální chyby u bodů v levé polovině obrazovky. Při zobrazení PH stimulu chybovala nejvíce do sousedního levého horního otvoru a při promítnutí PD stimulu dělala nejvíce chyb do pravého horního otvoru. Nejčastěji se opět dopouštěla diagonální chyby. Ze všech otvorů nejčastěji volila pravý horní otvor. Celkově chybovala méně, než holubice 852 (tab. 7).

Jediná holubice testovaná v úloze „Symboly barevné“, samice 881, chybovala různým způsobem u obou horních tvarů. Při LH stimulu dělala nejčastěji vertikální chybu, zatímco při PH stimulu diagonální chybu. Diagonální chyba však zde nemůže být vysvětlena geometrickou strategií. U obou dolních symbolů (LD a PD) se nejčastěji dopouštěla záměny. Pokud byl zobrazen LD stimul, chybovala většinou do pravého dolního otvoru a naopak. Celkově nejvíce se dopouštěla vertikální chyby a jejím nejoblíbenějším odpověďovým místem byl levý dolní otvor (tab. 8).

Četnost diagonálních chyb ve výsledcích obou holubic testovaných v úloze „Mapa“ je v souladu s poznatky Chenga a Gallistela (1984). Je však obtížné z ní vyvozovat závěry z důvodu malého počtu testovaných zvířat a především pak z důvodu individuálních preferencí holubic pro určité odpověďové otvory, které vychylovaly výsledné rozdělení chyb. Nepotvrdila se jednoznačná preference pro odpovídání do horních otvorů. Dvě holubice (852 a 881) klovaly více do horních otvorů, holubice 3985 chybovala častěji do dolních odpověďových míst. U potkanů se naopak prokázala převládající tendence k častějšímu odpovídání do dolních otvorů, jejichž dosažení pro ně bylo snažší (Nekovářová et al.2006a).

Holubice 852				
Promítaný stimul	Levý horní otvor	Pravý horní otvor	Levý dolní otvor	Pravý dolní otvor
LH	-	14	8	2
PH	51	-	46	15
LD	15	14	-	5
PD	19	20	14	-

Tab. 6. Rozdělení chybných klovnutí holubice 852 v úloze „Mapa“ podle promítaných stimulů a odpověďových otvorů.

Holubice 3985				
Promítaný stimul	Levý horní otvor	Pravý horní otvor	Levý dolní otvor	Pravý dolní otvor
LH	-	12	11	16
PH	4	-	2	3
LD	10	15	-	6
PD	9	11	6	-

Tab. 7. Rozdělení chybných klovnutí holubice 3985 v úloze „Mapa“ podle promítaných stimulů a odpověďových otvorů.

Holubice 881				
Promítaný stimul	Levý horní otvor	Pravý horní otvor	Levý dolní otvor	Pravý dolní otvor
LH	-	15	30	17
PH	27	-	38	33
LD	10	9	-	23
PD	7	8	14	-

Tab. 8. Rozdělení chybných klovnutí holubice 881 v úloze „Symboly“ podle promítaných stimulů a odpověďových otvorů.

7.9. Testování manipulovaných stimulů

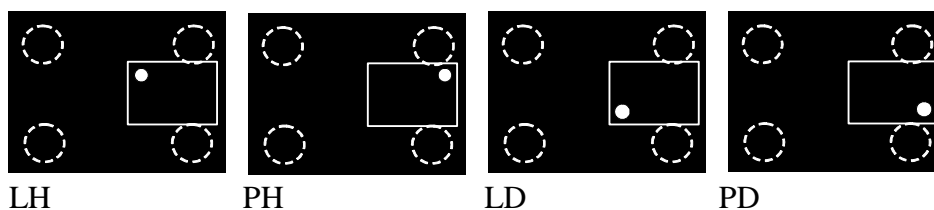
7.9.1. METODIKA

Holubice byly testovány za stejných podmínek, jako při testování v úlohách „Mapa“ a „Symboly barevné“. Změnily se pouze promítané S+ stimuly. V úloze s prostorovou informací byl celý plánek posunut doprava, tak, aby body v levé polovině rámečku (LH a LD) byly blíže otvorům v pravé polovině odpověďové desky, než příslušným odměňovaným otvorům v levé části desky. Velikost plánku v této nově vytvořené úloze „Mapa posunutá“ zůstala shodná se stimuly v prezentaci „Mapa“ (obr. 31). V úloze bez implicitní prostorové informace byly barevné symboly na monitoru umístěny vždy v blízkosti některého z odpověďových otvorů. Každý symbol byl zobrazen ve čtyřech různých pozicích. Na jednom z těchto čtyř snímků úlohy „Symboly zaměněné“ byl navíc barevný tvar zvětšen (obr. 32). Trvání S+ stimulu bylo opět 10s či do první odpovědi holuba. S- stimul trval 5s. Délka prezentace byla určena 60 zobrazenými S+ stimuly. Po správné odpovědi holuba a následném S- snímku se vygeneroval další stimul náhodně. Odměňována byla každá správná odpověď holubice. Po 6 sezeních byla provedeno 1 až 3

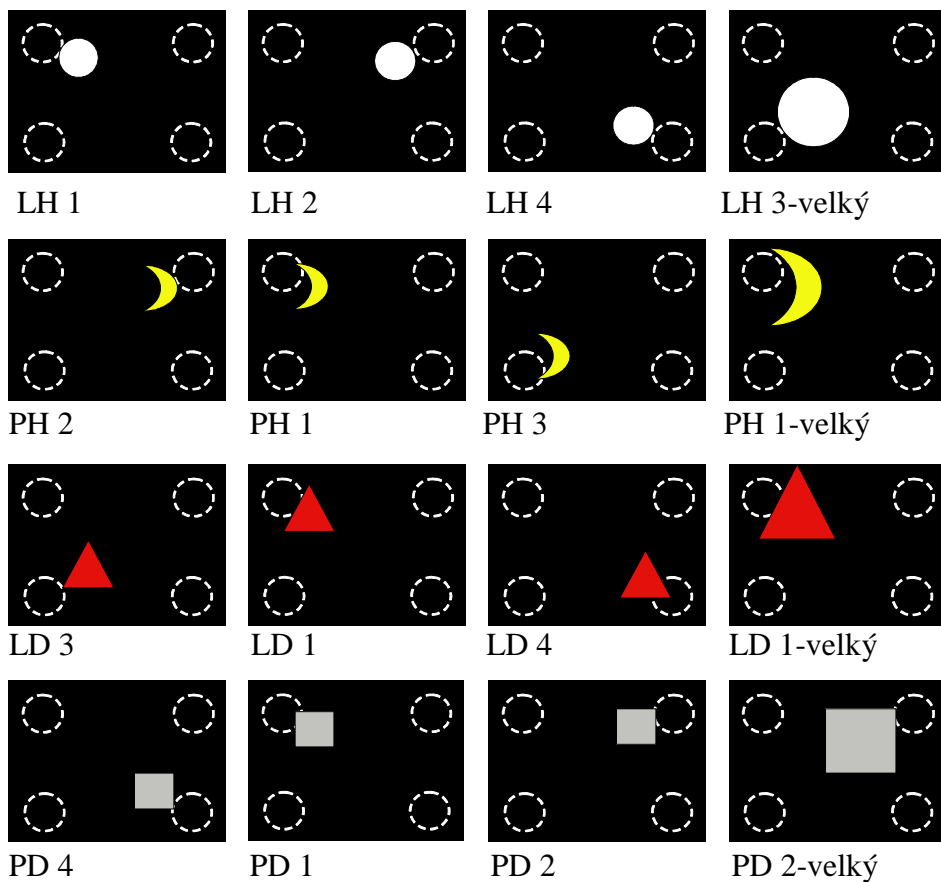
kontrolní sezení. Stejně jako při kontrolních sezeních předchozí fáze testování byly pro každou úlohu vytvořeny 2 verze prezentace se shodným řazením snímků, experimentální a kontrolní. V úloze „Mapa posunutá“ se obě prezentace skládaly z 8 stimulů. Každá ze čtyř pozic (LH, PH, LD, PD) byla proto v prezentacích použita dvakrát. Kontrolní prezentace se lišila od experimentální pouze tím, že byl ze všech snímků odstraněn bílý bod, určující aktuální pozici odměňovaného otvoru v odpověďové desce. V případě úlohy „Symboly zaměněné“ bylo pro kontrolní sezení náhodně vybráno 8 různých stimulů ze standardního návrhu prezentace. Zatímco v experimentální prezentaci byly tyto stimuly nezměněny, v kontrolní prezentaci byly všechny symboly nahrazeny modrým křížkem, ve stejné velikosti a pozici jako původní stimuly. Stejně jako prázdný bílý rámeček v kontrolní prezentaci úlohy „Mapa posunutá“, modrý křížek nenesl žádnou informaci o aktuální pozici odměňovaného otvoru. Holubice byly proto v kontrolních prezentacích odkázány na strategii náhodného odpovídání. Časování prezentací bylo stejné jako ve standardních sezeních, zachováno bylo také pravidlo opakování stimulu až do správné odpovědi holuba. Řazení snímku bylo jiné v každém ze tří kontrolních sezeních, aby se holubi nemohli naučit sekvenci snímků. Odměňována byla každá správná odpověď holuba.

7.9.2. POKUSNÍ JEDINCI

Testovány byly holubice 852, 881 a 3985.



Obr. 31. Stimuly v prezentaci „Mapa posunutá“. Přerušovanou čarou jsou zobrazeny otvory v desce. Pozice odměňovaných otvorů: LH-vlevo nahoře, PH – vpravo nahoře, LD-vlevo dole, PD-vpravo dole.



Obr. 32. Stimuly v prezentaci „Symboly zaměněné“. Přerušovanou čarou jsou zobrazeny otvory v desce. Pozici odměňovaných otvorů udávají písmena: LH-vlevo nahoře, PH – vpravo nahoře, LD-vlevo dole, PD-vpravo dole. Číslo udává umístění stimulu na obrazovce: 1-poblíž levého horního otvoru, 2 - poblíž pravého horního otvoru, 3 - poblíž levého dolního otvoru, 4 - poblíž pravého dolního otvoru.

7.9.3. VÝSLEDKY

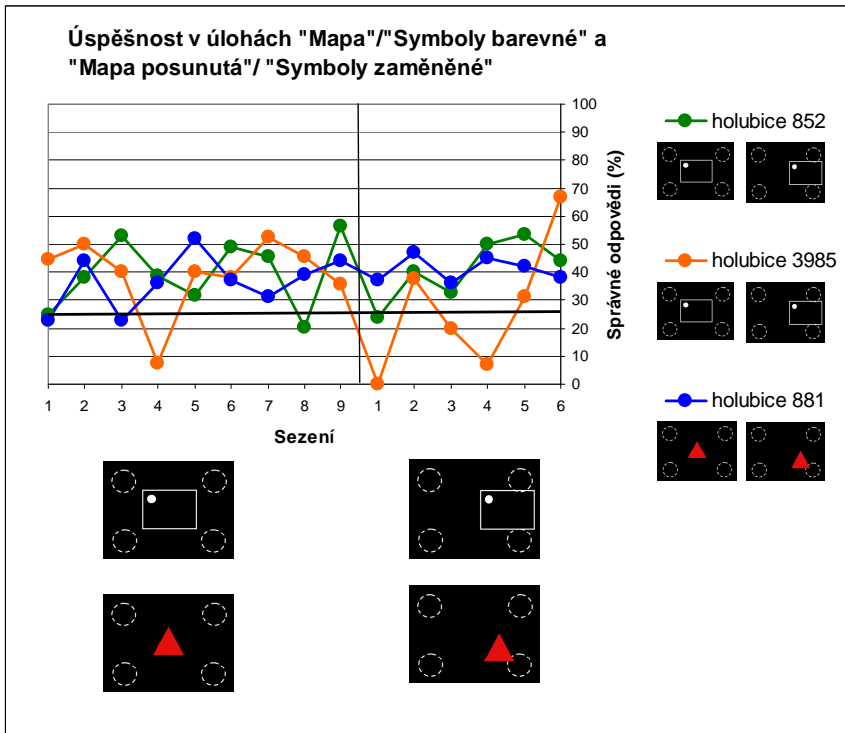
Holubice byly testovány v 6 sezeních. Holubice 852, trénovaná v mapové úloze a holubice 881, trénovaná v úloze se symboly, přešly na novou úlohu bez propadu v úspěšnosti. U holubice 3985, řešící mapovou úlohu, došlo v prvním sezení k výraznému zhoršení, které bylo způsobeno neochotou samice odpovídat v novém testu. Ve všech následujících sezeních již samice podala minimální požadovaný počet odpovědí (> 7). Přesto ve dvou ze zbývajících 5 sezení se její úspěšnost pohybovala pod teoretickou hranicí náhodného odpovídání. Naopak v posledním sezení samice dosáhla úspěšnosti

70%, která byla vůbec nejvyšší hodnotou zaznamenanou během této fáze testování a která naznačuje pochopení úlohy (obr. 33).

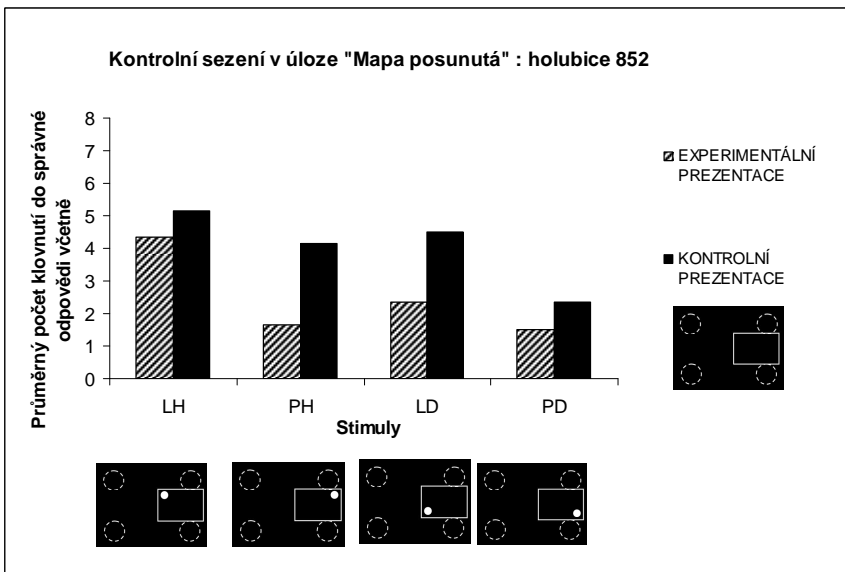
Strategie hledání cílového otvoru podle informací z promítaných stimulů se u všech holubic prokázala během kontrolních sezení. Samice 852 byla testována ve 3 kontrolních sezeních. V experimentálních prezentacích se zachovanou prostorovou informací samice dělala výrazně méně chybných rozhodnutí než u příslušných snímků v kontrolní prezentaci s odstraněnou prostorovou informací (obr. 34)

V případě holubice 3985 bylo hodnoceno pouze jedno kontrolní sezení, protože ve zbývajících dvou sezeních samice rezignovala na odpovídání v kontrolních prezentacích úplně a výsledky obou částí kontrolního sezení proto nebylo možné porovnat. V hodnoceném kontrolním sezení i tato samice odpovídala úspěšněji v prezentaci se zachovanou prostorovou informací o umístění cílového otvoru. Na levý dolní stimul (LD) holubice nedokázala v kontrolní prezentaci odpovědět vůbec a při odpovídání na levý horní a pravý dolní stimul (LH a PH) dělala více chyb než v experimentální prezentaci. Pravý horní stimul (PH) naopak správně zodpověděla na první pokus v obou verzích prezentace (obr. 35)

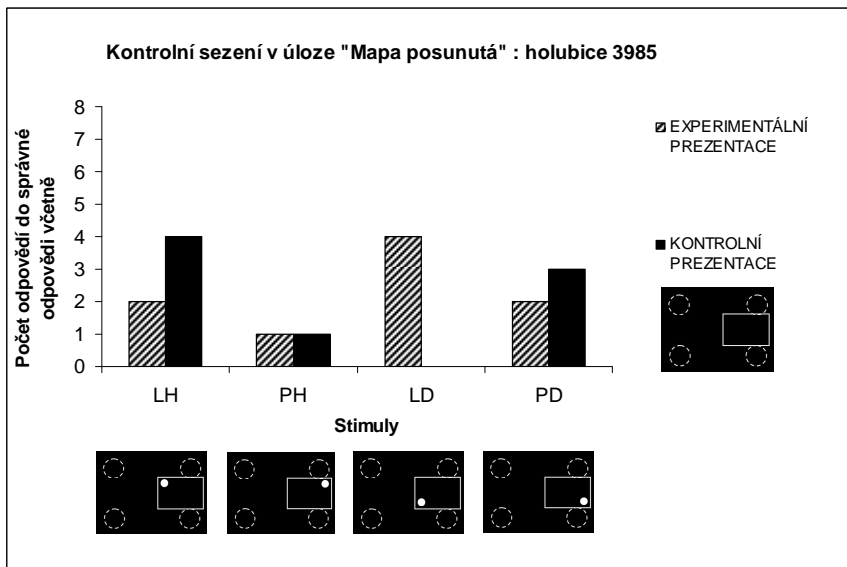
Holubice 881 byla testována v jediném sezení, které plně prokázalo rozdíl mezi zvolenými strategiemi odpovídání v experimentální a kontrolní prezentaci. V experimentální prezentaci holubice dokázala správně zodpovědět všech 8 různých stimulů. V kontrolní prezentaci holubice klovala především do otvoru v blízkosti „falešného“ modrého symbolu, ale na šestý pokus se jí první stimul podařilo zodpovědět. Další pozice však již zodpovědět nedokázala a v polovině kontrolní prezentace přestala odpovídat úplně (obr. 36).



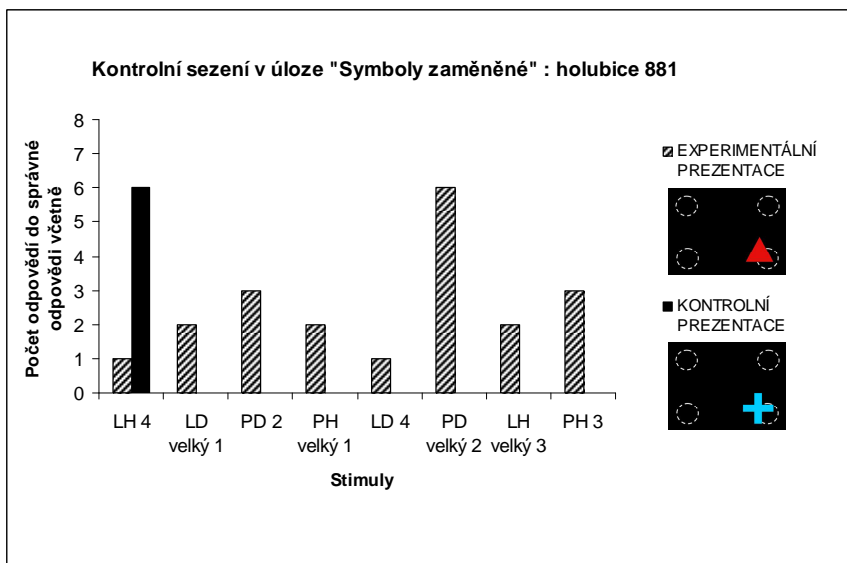
Obr. 33. Úspěšnost holubic 852 a 3985 v úlohách „Mapa“ a „Mapa posunutá“ a úspěšnost holubice 881 v úlohách „Symboly barevné“ a „Symboly zaměněné“.



Obr. 34. Průměrný počet chybných odpovědí před zodpovězením snímku u jednotlivých stimulů kontrolní a experimentální prezentace ve 3 kontrolních sezeních úlohy „Mapa posunutá“: holubice 852.



Obr. 35. Počet chybných odpovědí před zodpovězením snímku u jednotlivých stimulů kontrolní a experimentální prezentace v kontrolním sezení úlohy „Mapa posunutá“: holubice 3985.



Obr. 36. Počet chybných odpovědí před zodpovězením snímku u jednotlivých stimulů kontrolní a experimentální prezentace v kontrolním sezení úlohy „Symboly zaměněné“: holubice 3985.

7.9.4. DISKUZE

V úloze „Mapa“ mohly holubice kódovat pozici bílého bodu, určujícího polohu odměňovaného otvoru, dvěma způsoby. V prvním případě mohly vnímat absolutní pozici bodu na obrazovce, protože plánek byl umístěn přímo na středu monitoru a okraje

obrazovky poskytovaly stejně relevantní prostorovou informaci jako okraje bílého rámečku. V druhém případě mohly skutečně vnímat bílý rámeček s bílým bodem jako zmenšenou reprezentaci odpověďové desky. V úloze "Mapa posunutá" bylo proto zamezeno využití prvně jmenované strategie. Všechny čtyři bílé body se již na monitoru objevovaly blíže otvorům na pravé straně desky a okraje obrazovky již nebyly použitelným referenčním vodítkem. Ukázalo se, obě holubice dosahovaly v nové úloze srovnatelných výsledků jako v předchozí úloze „Mapa“. V přechodu na úlohu „Mapa posunutá“ navíc nedošlo k výraznějšímu poklesu úspěšnosti, který by vypovídal o potřebě holubic naučit se nové stimuly jednotlivě asociovat s odměňovanými otvory. Dosažená úspěšnost svědčí spíše o pochopení konceptu úlohy a vnímání plánu jako abstraktní reprezentace prostoru odpověďové desky. V úloze „Symboly zaměněné“ se ukázalo, že holubice 881 vnímá barevné tvary jako symboly příslušných odpověďových míst, bez ohledu na pozici a velikost těchto tvarů. Důvodem, proč holubice odpovídala na zvětšené tvary stejně úspěšně, jako na tvary v původní velikosti, může být fakt, že se řídila především barvou symbolu. Kontrolní sezení jednoznačně prokázala, že se všechny holubice při hledání odměňovaných otvorů řídily promítanými stimuly, a jejich skutečná náhodná úspěšnost byla hluboko pod teoretickou hranicí 25%.

Potkani, testovaní v úloze „Mapa posunutá“ dosahovali srovnatelné úspěšnosti jako v předchozí úloze „Mapa“. Jejich průměrná úspěšnost byla 40% (Nekovářová et al.2006a) a přibližně odpovídala úspěšnosti holubice 852 ve stejné úloze. Potkani, testovaní v úloze se symboly, řešili jednodušší verzi úlohy „Symboly zaměněné“. Tvary se zobrazovaly pouze na jediném místě monitoru a to při jeho pravém okraji. Velikost tvarů zůstala zachována, ale všechny tvary byly bílé. Úspěšnost potkanů se pohybovala okolo 28 % (Nekovářová et al.2006a) a byla tedy výrazně nižší, než přibližně 40 % úspěšnost holubice 881. Zatímco potkani nedokázali symboly efektivně využívat pro svou prostorovou orientaci, u holubů se tato schopnost prokázala. Zůstává však otázkou, do jaké míry potkanům ztížila úlohu shodná barva tvarů.

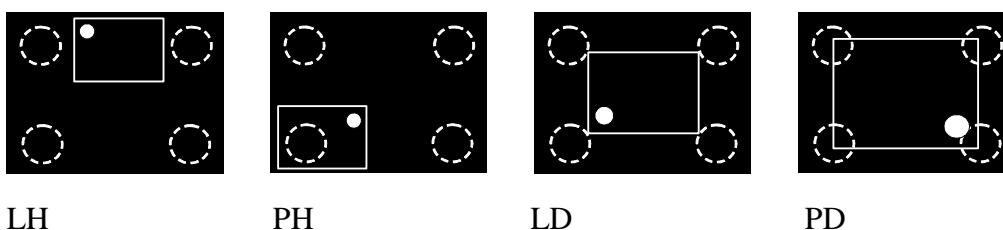
V případě makaků byla mapa i symbol posunut do pravého horního rohu obrazovky. Úspěšnost makaka testovaného v mapové úloze nejprve klesla na 44%, z 82% úspěšnosti dosahované v předchozí úloze „Mapa“. V posledním sezení úlohy „Mapa posunutá“ měl však již tento samec 95% úspěšnost. Druhý samec dosáhl v prvním sezení úlohy "Mapa posunutá" 64% úspěšnosti, v posledním sezení u něj byla zaznamenána 82% úspěšnost. Stejně jako holubi, také makaci se dokáží řídit oběma typy abstraktních vizuálních stimulů (Nekovářová et al. 2006b).

7.10. Další možnosti manipulace stimulů

Pro zjištění míry, s jakou holubice trénované v úloze „Mapa“ vnímají zmenšený plánek jako reprezentaci skutečného prostoru odpověďové desky, byla navržena další, ztížená verze úlohy "Mapa posunutá". Plánek odpověďové desky v této nové úloze měnil svou velikost i pozici na obrazovce během jednoho sezení. Jediným efektivním řešením této úlohy bylo rozhodování na základě pozice bílého bodu uvnitř rámečku.

7.10.1. METODIKA

V programu Eclipse 3.4.2 byla navržena nová prezentace, která se skládala z 16 různých S+ stimulů. Na polovině z nich byl zobrazen plánek odpověďové desky ve stejné velikosti jako v úlohách „Mapa“ a „Mapa posunutá“. Pozice plánek byla však na každém snímku jiná. Druhá část snímků zobrazovala plánek ve stejné velikosti a pozici jako v úlohách „Mapa – mezikrok 1“ nebo „Mapa – mezikrok 2“ (obr. 37). Zastoupení snímků obou velikostí bylo vyrovnané. V návrhu celé prezentace byl rovněž vyrovnaný počet snímků, které odkazovaly na dané odpověďové otvory. Ostatní parametry prezentace (časování, náhodné generování snímků, délka prezentace) zůstaly shodné s prezentacemi v úlohách „Mapa“, „Mapa – mezikrok 1“, „Mapa – mezikrok 2“ a „Mapa posunutá“. Odměňována byla každá správná odpověď holuba.



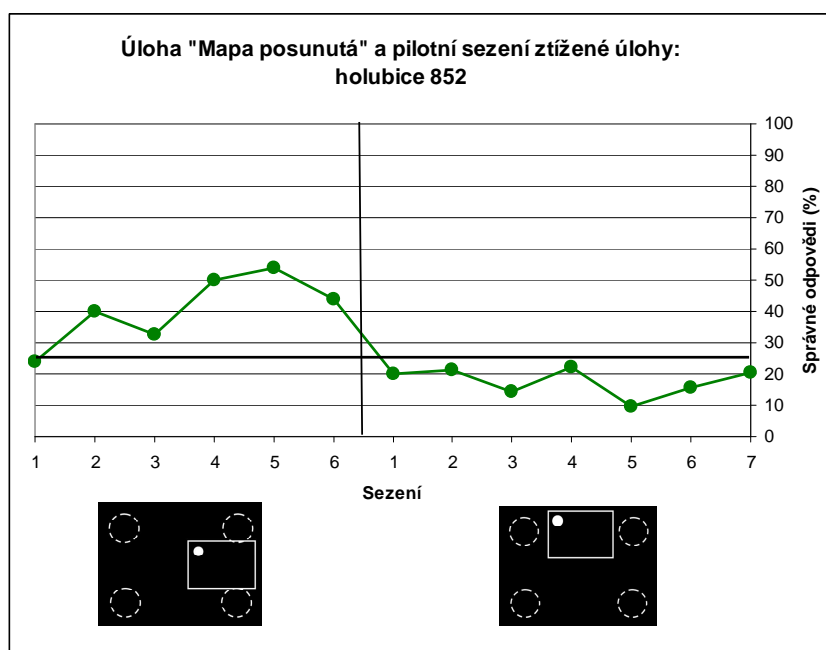
Obr. 37. Příklady stimulů ve ztížené verzi prezentace „Mapa posunutá“.

7.10.2. POKUSNÍ JEDINCI

Uskutečněno bylo několik pilotních sezení s holubicí 852, která dlouhodobě vykazovala stabilnější výkonnost než druhá testovaná holubice s číslem 3985 a byl u ní předpoklad snadnějšího přechodu na novou úlohu.

7.10.3. VÝSLEDKY

Holubice 852 absolvovala 7 sezení. Dosažená úspěšnost se pohybovala od 9,5 do 22%. V žádném sezení samice nepřesáhla teoretickou hranici náhodné úspěšnosti 25%. Průměrně holubice odpověděla správně v 17,64 % všech podaných odpovědí (obr. 38.). Tento výsledek byl horší i ve srovnání s první fází testování, kdy se holubice poprvé setkala se zmenšením stimulu. V prvních 7 sezeních holubice tehdy dosáhla průměrné úspěšnosti 25%. Ve všech sezeních této nové fáze testování však holubice aktivně odpovídala. Počet odpovědí v jednotlivých sezeních byl vždy nad hranicí minimálního požadovaného počtu 7 klovnutí.



Obr. 38. Úspěšnost holubice 852 ve ztížené verzi úlohy „Mapa posunutá“ v 7 pilotních sezeních.

7.10.4. DISKUZE

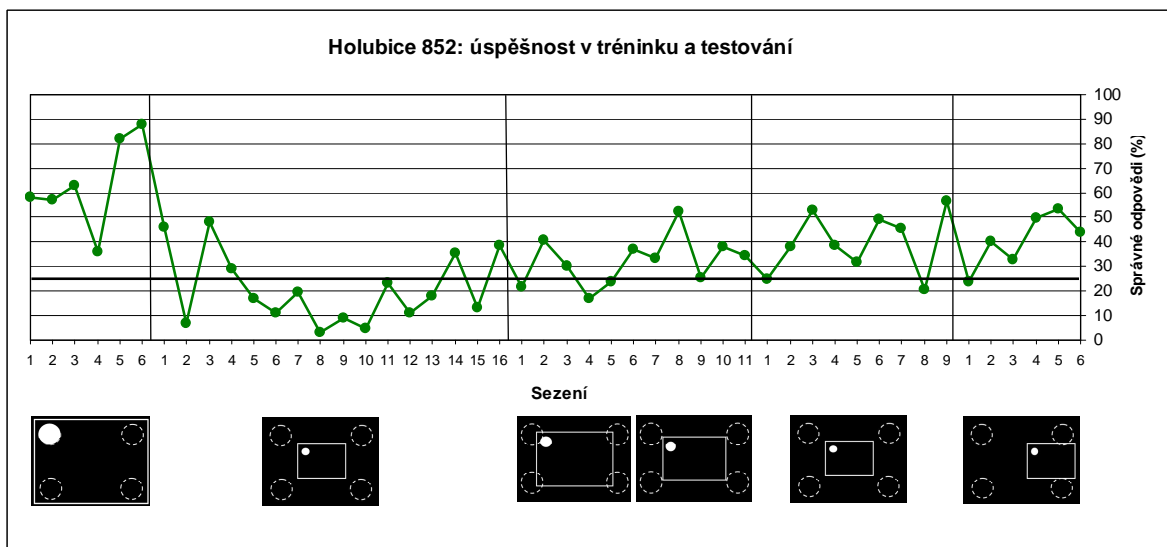
Z dosažených výsledků je patrné, že holubice nedokázala využít prostorovou informaci ze stimulů v této nové úloze. V úvahu přichází dvě možná vysvětlení. Prvním z nich je možnost, že holubice vnímá promítaný plánek jinak, než jako zmenšenou reprezentaci prostoru odpověďové desky. Holubice by např. mohla považovat každý z promítaných stimulů za symbol jednoho z odměňovaných míst, podobně jako si holubice 881 asociovala promítané tvary s odpověďovými otvory. V úloze "Mapa posunutá" byly promítané stimuly pouze 4 a holubice 852 si dané asociace mohla vytvořit relativně rychle.

V této úloze již bylo použito 18 různých stimulů, jejichž asociace s odpověďovými otvory by byla časově náročná a odrážela by se v dlouhodobě nízké úspěšnosti. Proti tomuto vysvětlení svědčí fakt, že u této holubice nedošlo k propadu úspěšnosti v přechodu z úlohy "Mapa" a "Mapa posunutá", který by odrážel nutnost naučit se přiřadit 4 nové stimuly k příslušným odměňovaným místům. Dosažené výsledky holubice 852 v úloze "Mapa posunutá" vypovídají spíše o pochopení konceptu úlohy. Druhým vysvětlením nízké úspěšnosti v této úloze by mohla být její vysoká obtížnost, způsobená simultánním střídáním změny pozice a změny velikosti stimulu.

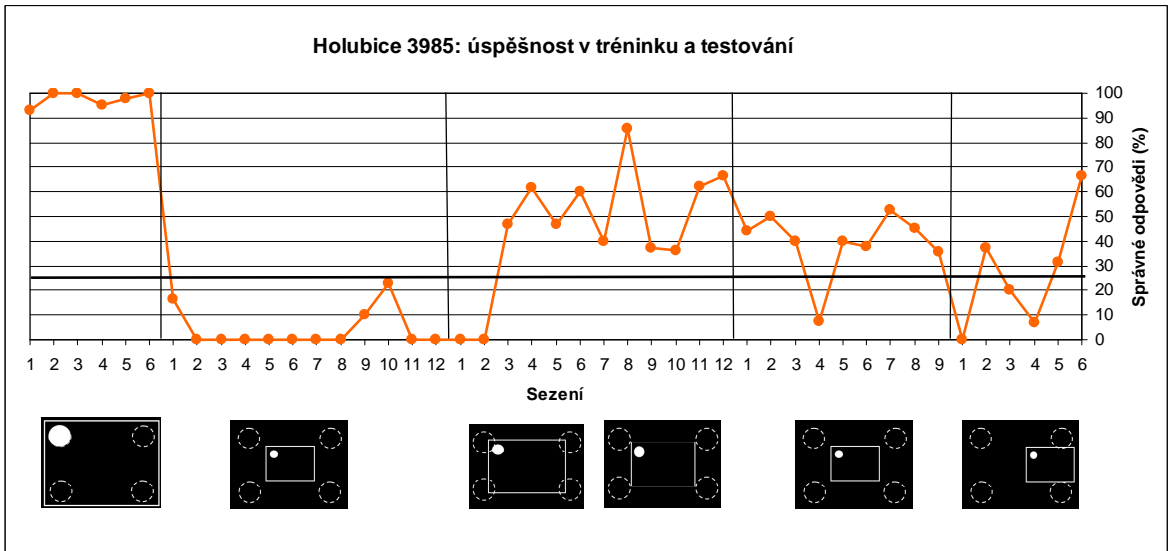
Při testování makaků v obdobné úloze se ukázalo, že opice jen obtížně dekodovaly prostorovou informaci ze zmenšeného plánu odpověďové matice, přestože plánek původní velikosti (avšak menší, než byla velikost odpověďové matice) dokázaly úspěšně používat pro svá prostorová rozhodnutí. Se změnou velikosti stimulu se makaci vyrovnávali dokonce hůře, než s jeho rotací či změnou tvaru (Nekovářová et al. in print).

Dalším možným ověřením způsobů, jakým holubi promítané stimuly používají by mohlo být použití nových odpověďových otvorů v jiných místech desky a nové mapy, odkazující na tyto otvory, nebo využití již zmiňované rotace.

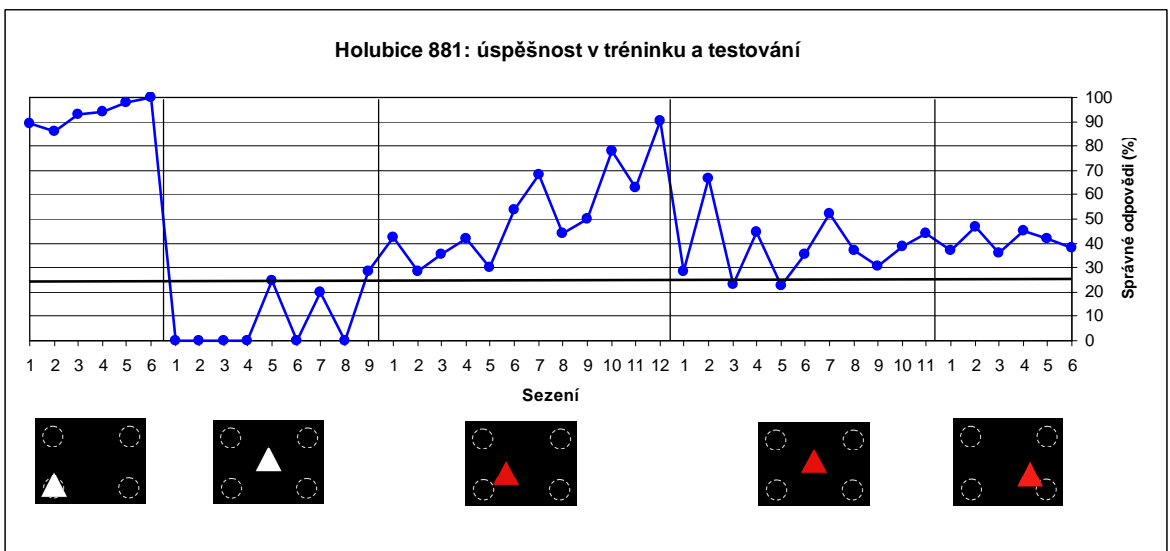
7.11. Souhrnné grafy úspěšnosti holubic 852, 881 a 3985 v jednotlivých fázích pokusu



Obr.39. Úspěšnost holubice 852 v tréninku, první fázi testování, mezikroku, druhé fázi testování a v úloze „Mapa posunutá“.



Obr.39. Úspěšnost holubice 3985 v tréninku, první fázi testování, mezikroku, druhé fázi testování a v úloze „Mapa posunutá“.



Obr.39. Úspěšnost holubice 881 v tréninku, první fázi testování, mezikroku, druhé fázi testování a v úloze „Symboly zaměněné“.

7.12. Závěr

Z výsledků kognitivních úloh prezentovaných v této práci vyplývá, že holubi dovedou využít informaci z abstraktních vizuálních stimulů zobrazovaných na počítačovém monitoru pro svá prostorová rozhodnutí v reálném prostředí. Holubi se naučili úlohu řešit stejně efektivně na základě „prostorových stimulů“ (stimulů obsahujících geometrickou informaci o umístění cíle) a „neprostorových stimulů“ (stimulů umožňujících pouze přímou asociaci s daným cílovým místem). Abychom mohli jednoznačně určit, podle kterého typu stimulů se holubi dokáží orientovat lépe, bylo by třeba testovat více jedinců. Při testování stimulu, který představoval zmenšenou „mapu“ odpověďového prostoru se holubi prokazatelně řídili polohou bílého bodu, který představoval odměňovaný otvor. Zůstává však otázkou, jak polohu tohoto bodu kódovali. Bílý rámeček, reprezentující prostor desky zřejmě pro holuby nebyl jednoznačným referenčním vodítkem. Je možné, že tímto referenčním vodítkem byly i okraje monitoru. Při testování barevných symbolů byla pro holuby barva a tvar symbolu zřejmě důležitějším ukazatelem než jeho velikost.

Návrh pokusů uskutečněných v této práci byl pro testované subjekty mimořádně kognitivně náročný. Jednalo se o kombinaci dvou prostorových rámců: virtuální plochy se stimuly a skutečné odpověďové desky. Každé prostorové rozhodnutí museli holubi učinit ve dvou krocích. Nejprve dekódovali informaci ze stimulu a následně volili jedno z označených míst na odpověďové desce. Ve většině kognitivních studií zmiňovaných v této práci holubi odpovídali buď přímo do stimulu, nebo hledali skryté odpověďové místo a nebyli při tom mateni dalšími možnými volbami.

Tato vysoká obtížnost úloh může být důvodem, proč v závěrečných fázích testování uspělo relativně málo jedinců. Dalším důvodem mohou být kromě kognitivní náročnosti i vysoké požadavky na motivaci subjektů. Během pretréninku, tréninku i testování se ukázalo, že jen malá část pokusných jedinců vykazuje dostatečnou a dlouhodobě stabilní úroveň motivace k učení se operantním podmiňováním, které je podmínkou k testování těchto kognitivních úloh. V mnoha studiích zabývajících se kognicí holubů bývají testování holubi s předchozí zkušeností s učením metodou operantního podmiňování (Cheng and Spetch 1995, Spetch et.al 1996, Cheng et al.1997, Miyata and Fujita 2008). Lze předpokládat, že se jedná o vybraná zvířata s dlouhodobě stabilní výkonností, schopná zvládnout dostatečný počet sezení.

V případě dalších podobně náročných kognitivních testů s holuby by bylo vhodné provést jednoduchý behaviorální test, který by pomohl vybrat zvířata vhodná pro zařazení do tréninku např. na základě ochoty explorovat a na základě odolnosti k rušivým vlivům. Ukázalo se, že pretréninková úloha zvolená v této studii sice zvířatům příliš neusnadnila přechod do tréninkové fáze, ale posloužila jako zmíněný behaviorální test a umožnila vybrat jedince s dostatečně stabilní výkonností. Tři holubice zařazené do závěrečné fáze testování pocházely právě ze skupiny holubů, která prošla pretréninkem. Prokázalo se také, že i malé změny v úloze často vedou ke ztrátě motivace testovaných holubů. Příkladem je rezignace na řešení úlohy u několika holubů ze skupiny „Symboly“, v momentě, kdy byly promítané tvary změněny z bílých na barevné.

Výsledky našich experimentů jednoznačně prokazují, že holubi dokáží využít abstraktní informaci prezentovanou na počítačovém monitoru k orientaci v reálném prostoru. V podobných experimentech, které proběhly s potkany se ukázalo, že potkani jsou schopni se orientovat podle „prostorové informace“, ale nedokáží asociovat tvary (stimuly bez implicitní prostorové informace) se správnou pozicí. Holubi dokázali použít k orientaci „prostorovou“ i „neprostorovou“ informaci, ale je faktem, že u neprostorové informace měli k dispozici nejenom tvar stimulu, ale i odlišné barvy. Nemůžeme tedy zatím korektně srovnat jejich výkonnost v těchto experimentech s výkonností potkanů. Naproti tomu makaci dokázali k orientaci používat jak „prostorové“, tak „neprostorové“ informace a jejich výkonnost převyšovala výkonnost holubů i potkanů.

I přes obtížnost tréninku dosavadní experimenty s holuby ukázaly, že je možné použít tento design experimentu k jejich kognitivnímu testování. Poznatky z této práce jsou důležité k provedení potřebných metodických modifikací, umožňující testování ještě komplexnějších kognitivních úloh.

8. Test spontánní preference barev

Barevné signály hrají v životě ptáků významnou roli. Intenzita zbarvení opeření odráží kondici jedince a často i jeho sociální postavení. Výrazně zbarvená sliznice zobáku ptačích mláďat doprovázená hlasitým žadoněním upoutává pozornost rodičů, přinášejících potravu na hnízdo. Červená skvrna na zobáku některých racků naopak slouží jako signál pro mláďata, kam směřovat své žadonění (Veselovský 2001). Barva také může být důležitá pro rozlišení požitelné a nepožitelné potravy. Cibulková et. al. (2010) předkládala dvěma druhům sýkor *Parus major* a *Cyanistes caeruleus* požitelné šváby rodu *Blaptica* s krovkami zakrytými barevnými štítky. Tyto štítky nesly vzor krovek nepožitelné ruměnice pospolné v kombinaci s bílou, žlutou, oranžovou, červenou, fialovou, modrou a zelenou barvou. Poslední kontrolní šítek nesl pouze kontrolní hnědou barvu. Ptáci se shodně vyhýbali švábům s červenými a oranžovými štítky, naopak zelené a hnědé šváby napadali ve většině případů.

Na základě výsledků s pokusu, v němž se holubi učili klovat do různobarevných značek, promítaných na monitoru, jsme se rozhodli otestovat, zda holubi rovněž vykazují preferenci či averzi vůči některým barvám.

8.1. Aparatura

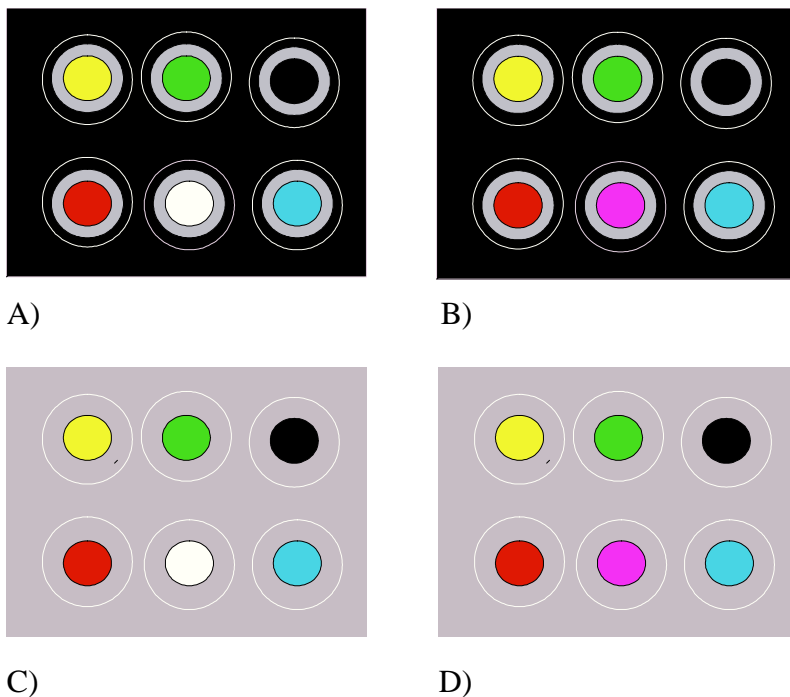
Pokus byl proveden s použitím stejné aparatury, jako v testech orientace podle abstraktních vizuálních stimulů. Pouze průhledná plastová deska se 4 otvory, tvořící přední stěnu Skinnerova boxu, byla nahrazena podobnou deskou se 6 odpověďovými otvory. Otvory v této desce byla umístěny ve dvou řadách po 3 otvorech.

8.2. Metodika

Použity byly prezentace navržené v programu Elipse 3.4.2. Návrh každé prezentace zahrnoval 20 S+ snímků a jeden celočerný S- snímek. Na každém S+ snímku bylo zobrazeno 6 barevných kruhů v pozicích, které kopírovaly umístění 6 otvorů v odpověďové desce (obr. 40). Jednotlivé S+ snímky v prezentaci obsahovaly shodné barvy, ale jejich rozmístění na snímku se lišilo. V prezentaci každý S+ snímek trval 10s nebo do první odpovědi holuba. Po něm následoval černý S- snímek trvající vždy 5s. Pokud odpověď holuba během trvání S+ stimulu byla správná, vygeneroval se po S- snímku opět stejný S+ stimul. Pokud holub odpověděl chybně, nebo neodpověděl vůbec, vygeneroval se po černém S- snímku další S+ stimul náhodně. Prezentace byla vždy

ukončena po 30 zobrazených S+ snímcích, včetně těch, které se opakovaly. Správnou odpovědí byla každá odpověď holuba do kteréhokoliv z otvorů v desce během trvání S+ snímku. Každá správná odpověď byla odměněna, pokud holubi střídali odpověďové otvory. Když ptáci preferovali pouze některé odpověďové otvory byl použit nepravidelný rozvrh odměňování. V každém sezení byly promítnuty 2 prezentace.

Během pokusu byla uskutečněna 4 sezení, která se lišila pouze vizuálním návrhem použité prezentace. V prvním sezení byly použity snímky s černým pozadím a šedým orámováním barevných kruhů. Orámování umožnilo testovat také černou barvu. Barevné kombinace kruhů na S+ snímcích byly vytvořeny z následujících barev: bílá (R - 255, G - 255, B - 255), žlutá (R - 255, G - 255, B - 0), červená (R- 255, G - 0, B - 0), modrá (R- 0, G - 255, B - 255), zelená (R - 0, G - 255, B - 0) a černá (R- 0, G - 0, B - 0) (obr. 40 A). V druhém sezení byla bílá barva na všech snímcích nahrazena barvou magenta (R - 255, G - 0, B - 255) (obr. B). Ostatní parametry prezentace zůstaly zachovány. Ve třetím sezení byla na všech snímcích opět použita bílá barva místo barvy magenta. Změnilo se pouze pozadí snímků a to z černé barvy na šedou (obr. 40 C). Orámování kruhů bylo odstraněno. V posledním sezení byla opět testována prezentace s šedým pozadím snímků, bílá barva však byla opět nahrazena barvou magenta. Kruhy nebyly orámovány (obr. 40 D).



Obr. 40. Stimuly použité v testu spontánní preference barev. Bílou linkou jsou označeny otvory v odpověďové desce.

8.3. Pokusní jedinci

Testováni byli holubi 852, 3222, 3985 a 3995, kteří prošli tréninkem na úlohu „Mapa“ a byla u nich vytvořena pozitivní asociace mezi klovnutím do promítaného stimulu a odměnou. Do testování nebyli zahrnuti žádní holubi trénovaní na úlohu „Symboly“ z důvodu jejich předchozí zkušenosti s odpovídáním do barevných stimulů.

8.4. Výsledky

V první prezentaci s černým pozadím ptáci nejvíce odpovídali do bílé barvy a naopak se vyhýbali červené a černé barvě (tab. 9). V druhé prezentaci s černým pozadím, kdy byla bílá barva nahrazena barvou magenta, ptáci nevykazovali jednoznačnou preferenci pro jedinou barvu. Odpovídali nejvíce do žlutých, modrých a zelených kruhů. Černé barvě se vyhýbali již méně. Naopak se opakovala averze k červené barvě a nově i k barvě magenta (tab. 10). V prezentaci na šedém pozadí, kdy byla opět použita bílá barva místo barvy magenta, ptáci odpovídali opět nejčastěji do bílých kruhů. Stejně jako v předcházejících prezentacích se vyhýbali červené barvě (tab. 11). V posledním sezení, kdy byla testována prezentace s šedým pozadím a kruhy barvy magenta místo bílých kruhů, holubi nejvíce preferovali žlutou barvu. I v této prezentaci se opakovala averze vůči červeným kruhům (tab. 12).

1. prezentace s černým pozadím - počet odpovědí podle jednotlivých barev						
HOLUB	BÍLÁ	ŽLUTÁ	ČERVENÁ	MODRÁ	ZELENÁ	ČERNÁ
852	24	3	1	9	4	1
3222	12	1	0	6	4	0
3985	19	5	0	5	10	3
3995	3	1	0	2	2	0
součet	58	10	1	22	20	4

Tab. 9. Odpovědi holubů v prezentacích prvního sezení pokusu.

2. prezentace s černým pozadím - počet odpovědí podle jednotlivých barev						
HOLUB	MAGENTA	ŽLUTÁ	ČERVENÁ	MODRÁ	ZELENÁ	ČERNÁ
852	2	12	4	13	13	12
3222	0	2	0	2	3	0
3985	1	29	1	7	15	5
3995	2	3	1	10	13	2
součet	5	46	6	32	44	19

Tab.10. Odpovědi holubů v prezentacích druhého sezení pokusu.

1. prezentace s šedým pozadím - počet odpovědí podle jednotlivých barev						
HOLUB	BÍLÁ	ŽLUTÁ	ČERVENÁ	MODRÁ	ZELENÁ	ČERNÁ
852	41	3	1	4	2	6
3222	22	13	0	2	14	1
3985	27	21	0	0	3	2
3995	16	1	0	7	7	0
součet	106	38	1	13	26	9

Tab.11. Odpovědi holubů v prezentacích třetího sezení pokusu.

2. prezentace s šedým pozadím - počet odpovědí podle jednotlivých barev						
HOLUB	MAGENTA	ŽLUTÁ	ČERVENÁ	MODRÁ	ZELENÁ	ČERNÁ
852	3	24	4	5	7	8
3222	0	38	0	3	7	0
3985	0	24	0	2	2	1
3995	0	2	0	8	7	0
součet	3	88	4	18	23	9

Tab.12. Odpovědi holubů v prezentacích čtvrtého sezení pokusu.

8.5. Diskuze

Z výsledků vyplývá, že se ptáci vyhýbali červené barvě, přestože za klovnutí do červených kruhů byli odměňováni stejně, jako za odpovědi do značek jiných barev. Podobně holubi reagovali i na kruhy barvy magenta, tato barva však nebyla použita ve všech prezentacích. Testovaní ptáci neměli žádnou předchozí negativní zkušenost s objekty červené či fialové (magenta) barvy. Je proto možné, že tato averze pro klovnutí do objektů červené barvy je holubům vrozená. Podobnou averzi vykazovaly i sýkory (Cibulková et. al. 2010).

Celkově nejčastěji holubi odpovídali do bílé barvy. Tato výrazná preference však byla pravděpodobně způsobena předchozím tréninkem, ve kterém byli holubi odměňováni za klovnutí do bílých stimulů.

Výsledné preference či averze pro kruhy jednotlivých barev však byly vychýleny individuální oblíbeností či neoblíbeností odpověďových otvorů, za kterými byly stimuly promítány. Zajímavé by mohlo být otestování zcela naivních zvířat, která dosud nemají vytvořeny preference pro určitá místa na dotykové obrazovce.

9. Seznam literatury

- Balsam, P.D., Graf, J.S., Silver, R. (1992). Operant and pavlovian contributions to the ontogeny of pecking in ring doves. *Dev. Psychobiol.*, 25(6), 389-410.
- Bennett, A.T.D. (1996). Do animals have cognitive maps? *J. Exp. Biol.*, 199, 219–224.
- Bingman, V.P., Mench, J.A. (1990). Homing behavior of hippocampus and parahippocampus lesioned pigeons following short-distance releases. *Behav. Brain Res.*, 40, 227–238.
- Bingman, V.P., Bagnoli, P., Ioalé, P., Casini, G. (1984). Homing Behavior of Pigeons after Telencephalic Ablations. *Brain Behav. Evol.*, 24, 94-108.
- Bingman, V.P., Ioalé, P., Casini, G., Bagnoli, P. (1988). Hippocampal ablated homing pigeons show a persistent impairment in the time taken to return home. *J. Comp. Physiol. A*, 163(4), 559-563.
- Biro, D., Guilford, T., Dell’Omo, G., Lipp, H.P. (2002). How the viewing of familiar landscapes prior to release allows pigeons to home faster: evidence from GPS tracking. *J. Exp. Biol.*, 205, 3833–3844.
- Blackman, D. (1974). *Operant Conditioning: An experimental Analysis of Behaviour*. Methuen and Co Ltd, London, 247 str.
- Blaisdell, A.P., Cook, R.G. (2005). Integration of spatial maps in pigeons. *Anim. Cogn.*, 8, 7-16.
- Bluff, L.A., Weir, A.S., Rutz, C., Wimpenny, J.H., Kacelnik, A. (2007). Tool related cognition in New Caledonian Crows. *Comp. Cogn. Behav. Rev.*, 2, 1-25.
- 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.
- Bowmaker, J.K. (1977). The visual pigments, oil droplets and spectral sensitivity of the pigeon. *Vision Res.* 17, 1129-1138.
- Bowmaker, J.K. (1980). Colour vision in birds and the role of oil droplets. *TINS*, 8, 196-199.
- Cerella, J. (1979). The pigeon’s analysis of pictures. *Pattern Recognition* ,12, 1-6.
- Chen, D.M., Goldsmith, T.H. (1986). Four spectral classes of cone in the retinas of birds. *J. Comp. Physiol. A.*, 170, 545-563.
- Cheng, K. (1989). The vector sum model of pigeon landmark use. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 15, 366–375.

- Cheng, K., Gallistel, C.R. (1984). Testing the geometric power of an animal's spatial representation. In Roitblat, H. L., Bever, T. G., Terrace, H. S. (Eds.). *Animal cognition*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum. str. 409-423.
- 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.
- Cibulková, A., Veselý, P., Poláková, S., Fuchs, R. (2010). Efficiency of individual colours in insect warning displays: experiments with avian predators. In print.
- Clayton, N.S., Krebs, J.R. (1994). Hippocampal growth and attrition in birds affected by experience. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 91, 7410–7414.
- Cnotka, J., Möhle, M., Rehkämper, G. (2008). Navigational experience affects hippocampal size in homing pigeons. *Brain Behav. Evol.*, 72(3), 179–250.
- Colombo, M., Broadbent, N. (2000). Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus? *Neurosci. Biobehav. R.*, 24, 465–484.
- Delius, J.D., Nowak B. (1982). Visual Symmetry Recognition by Pigeons. *Psychol. Res.*, 44, 199-212.
- Dell'Arciccia, G., Dell'Omo, G., Wolfer, D.P., Lipp H.P. (2008). Flock flying improves pigeons' homing: GPS track analysis of individual flyers versus small groups. *Anim. Behav.*, 76 (4), 1165-1172.
- Emmerton, J., Delius, J.D. (1980). Wavelength discrimination in the 'visible' and ultraviolet spectrum by pigeons. *J. Comp. Physiol. A.*, 141(1), 47-52.
- Fremouw, T., Jackson-Smith, P., Kesner, R.P. (1997). Impaired place learning and unimpaired cue learning in hippocampal-lesioned pigeons. *Behav. Neurosci.*, 111(5), 963-975.
- Gagliardo, A., Ioale, P., Odetti, F., Bingman, V.P., Siegel, J.J., Vallortigara, G. (2001b). Hippocampus and homing in pigeons: left and right hemispheric differences in navigational map learning. *Eur. J. Neurosci.*, 13, 1617–1624.
- Gagliardo, A., Ioale, P., Savini, M., Lipp, H.P., Dell'Omo, G. (2007a). Finding home: the final step of the pigeons' homing process studied with a GPS data logger. *J. Exp. Biol.*, 210, 1132–1138.
- Gallistel, C.R. (1989). *Animal cognition: The representation of space, time and number*. *Ann. Rev. Psychol.*, 40, 155-189.
- Gegenfurtner, K.R., Sharpe, L.T. (2001). *Color vision: from genes to perception*. Cambridge University Press, Cambridge, 504 str.

- Gould-Beierle, K., Kamil, A.C. (1998). Use of landmarks in three species of food-storing corvids. *Ethology*, 104, 361–378.
- Govardovskij, V.I., Zueva, L.V. (1977). Visual pigments of chicken and pigeon. *Vision Res.*, 17, 537-543.
- Gundlach, R.H., Chard, R.D., Skahen, J.R. (1945). The mechanism of accommodation in pigeons. *J. Comp. Psychol.*, 38(1), 27-42.
- 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.
- Hurly, A.T., Healy, S.D. (1996). Memory for flowers in rufous hummingbirds: location or local visual cues? *Anim.Behav.*, 51(5), 1149-1157.
- Ioale, P., Gagliardo A., Bingman V.P. (2000). Hippocampal participation in navigational map learning in young homing pigeons is dependent on training experience. *Eur. J. Neurosci.*, 12(2), 742-750.
- 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.
- Karten, H.J. (1979). Visual lemniscal pathways in birds. In Granda, A.M., Maxwell, J.H. (Eds): *Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon*. Plenum Publishing Corp, New York, str. 409–430.
- 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.
- Kuhlenbeck, H.(1938). The ontogenetic development and phylogenetic significance of the cortex telencephali in the chick. *J. Comp. Neurol.*, 69, 273–301.
- 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.

- Leising, K.J., Garlick, D., Parenteau, M., Blaisdell, A.P. (2009). Behavioral research in pigeons with ARENA: An automated remote environmental navigation apparatus. *Behav. Process.*, 81(1), 105-113.
- 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.
- Martin G.R. (1993). Producing an image. In Zeigler H. P. , Bischof H.J. (Eds). *Vision, brain, and behavior in birds*, MIT Press - Medical, 415 str.
- McFadden, S.A. (1993) in Zeigler H. P. , Bischof H.J. (Eds). *Vision, brain, and behavior in birds*, MIT Press - Medical, 415 str.
- Mehlhorn, J., Rehkämper G. (2009). Neurobiology of the homing pigeon—a review. *Naturwissenschaften*, 96, 1011–1025.
- Menzel, R., Geiger, K., Joerges, J., Müller, U., Chittka, L. (1998). Bees travel novel homeward routes by integrating separately acquired vector memories. *Anim. Behav.*, 55(1), 139-152.
- Miller, W.H. (1979). Ocular optical filtering. In Autrum, H. (Ed.), *Handbook of Sensory Physiology*. Vol.VII/6A. Springer-Verlag, Berlin.
- Miller, N.Y., Shettleworth, S.J. (2007). Learning About Environmental Geometry: An Associative Model. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 33(3), 191–212.
- Miyata, H., Fujita K. (2008). Pigeons (*Columba livia*) plan future moves on computerized maze tasks. *Anim. Cogn.*, 11, 505–516.
- Mora, C.V., Davison, M., Wild, J.M., Walker, M.M. (2004). Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature*, 432, 508–511.
- 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.
- Mouritsen, H., Ritz, T. (2005). Magnetoreception and its use in bird navigation. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 15(4), 406-414.
- Nekovarova, T., Nedvidek, J., Bures J. (2006a). Spatial choices of rats based on abstract visual information: pattern- or configuration-discrimination? *Behav. Brain Res.*, 172(2), 264–71.
- Nekovarova, T., Nedvidek, J., Bures, J. (2006b). Spatial choices of macaque monkeys based on abstract visual stimuli. *Behav. Brain Res.*, 174, 93–100.
- Nekovarova, T., Nedvidek, J., Klement, D., Rokyta, R., Bures, J. (2010). Kognitivní funkce makaků: Mentální transformace geometrických stimulů. *Psychiatrie*, in print.

- Nye, P.W. (1973). On the functional differences between frontal and lateral visual fields of the pigeon. *Vision Res.*, 13, 559-574.
- O'Keefe, J., Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, 34, 171-175.
- 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.
- Otter, K.A. (2007). *Ecology and Behavior of Chickadees and Titmice: An Integrated Approach*. Oxford University Press, USA, 344 str.
- Papi, F., Ioale, P., Fiaschi, V., Benvenuti, S., Baldaccini, N.E. (1974). Olfactory navigation of pigeons: The effect of treatment with odorous air currents. *J. Comp. Physiol. A*, 94(3), 187-193.
- Pearce, J.M., Graham, M., Good, M.A., Jones, P.M., McGregor, A. (2006). Potentiation, overshadowing, and blocking of spatial learning based on the shape of the environment. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 32(3), 201–214.
- Pravosudov, V.V., Clayton, N.S. (2002). A test of the adaptive specialization hypothesis: population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Behav. Neurosci.*, 116(4), 515-22.
- Röhkamper, G., Frahm, H.D., Cnotka, J. (2008). Mosaic evolution and adaptive brain component alteration under domestication seen on the background of evolutionary theory. *Brain. Behav. Evol.*, 71, 115-126.
- Roberts, W.A., Van Veldhuizen, N. (1985). Spatial memory in pigeons on the radial maze. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.*, 11, 241–260.
- Sahgal, A. (1984). Hippocampal lesions disrupt recognition memory in pigeons. *Behav. Brain Res.*, 11(1), 47-58.
- Sandberg, R., Pettersont, J., Alerstam, T. (1988). Shifted magnetic fields lead to deflected and axial orientation of migrating robins, *Erithacus rubecula*, at sunset. *Anim. Behav.*, 36, 877-887.
- Sillman, A.J. (1973). Avian vision. In Farner, D.S., King, J.R., Parkes, K.C. (Eds). *Avian biology 3*. Academic Press, New York, str. 349–387.
- Sillman, A.J, Bolnick, D.A., Haynes, L.W.,Walter, A.E.,Loew, E.R (1981). Microspectrophotometry of the photoreceptors of palaeognathos birds-the emu and tinamu. *J. Comp. Physiol. A.*, 144, 271-276.

- Skinner, B.F. (1937). Two types of conditioned reflex: A reply to Konorski and Miller. *Journal of General Psychology*, 16, 272-279.
- Skinner, B.F. (1948a). Superstition' in the Pigeon. *J. Exp. Psychol.*, 38(2), 168-172.
- Smulders, T. V., Shiflett, M.W., Sperling, A. J., DeVoogd, T. J. (2000). Seasonal changes in neuron numbers in the hippocampal formation of a food-hoarding bird: the black-capped chickadee. *J. Neurobiol.*, 44(4), 414-422.
- 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., 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 touch-screen spatial search task. *Anim. Learn. Behav.*, 20, 281-292.
- Spetch, M.L., Cheng, K., MacDonald, S.E., Linkenhoker, B.A., Kelly, D.M., Doerkson, S.R. (1997). Use of landmark configuration in pigeons and humans: II. Generality across search tasks. *J. Comp. Psychol.*, 111, 14-24.
- Staddon, J.E.R., Cerutti, D.T. (2003). Operant conditioning. *Annu. Rev. Psychol.*, 54, 115-144.
- 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.
- Ulrich, C., Prior, H., Duka, T., Leshchinska, Valenti, P., Günturkun, O., Lipp, H.P. (1999). Left-hemispheric superiority for visuospatial orientation in homing pigeons. *Behav. Brain Res.*, 104, 169-178.
- Underwood, H., Steele, C.T., Zivkovic, B. (2001). Circadian organization and the role of the pineal in birds. *Microsc. Res. Techniq.* 53, 48-62.

- 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.
- Vargas, J.P., Petruso, E.J., Bingman, V.P.(2004). Hippocampal formation is required for geometric navigation in pigeons. *Eur. J. Neurosci.*, 20, 1937–1944.
- Veselovský, Z. (2001). *Obecná ornitologie*. Academia, Praha, 358 str.
- Vyssotski, 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.
- Watanabe, S. (2001). Van Gogh, Chagall and pigeons: picture discrimination in pigeons and humans. *Anim. Cogn.*, 4, 147-151.
- Werner, R., Räber, F.(1979). Visual spatial memory in desert ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Cell. Mol. Life Sci.*, 35(12), 1569-1571.
- 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.
- Withers, P.C. (1992). *Comparative Animal Physiology*. Brooks/Cole-Thomson Learning, USA, 900 str.
- Xia, L., Siemann, M., Delius, J.D. (2000). Matching of numerical symbols with number of responses by pigeons. *Anim. Cogn.*, 3, 35-43.
- Zupanic, G.K.H. (2004). *Behavioral neurobiology: an integrative approach*. Oxford University Press, USA, 342 str.
- American King Club: <http://www.americankingclub.org/>.
- Eclipse foundation: Eclipse Classic 3.4.2, Ganymede package. <http://www.eclipse.org/>
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.