

Univerzita Karlova v Praze
Prírodovedecká fakulta
Biológia
Katedra zoológie



Michal Gálik

Epizodická pamäť u zvierat
Episodic memory in animals

Bakalárska práca

Školiteľka : Mgr. Eva Landová Ph.D.
Konzultantka : RNDr., PhDr. Tereza Nekovářová Ph.D.

Praha 2011

Prehlásenie :

Prehlasujem, že som záverečnú prácu vypracoval samostatne a že som uviedol všetky použité informačné zdroje a literatúru. Táto práca ani jej podstatná časť nebola predložená k získaniu iného alebo rovnakého akademického titulu.

V Prahe, 1.5.2011

Podpis

Abstrakt

Epizodická pamäť je schopnosť, ktorá umožňuje človeku mentálne prežívať minulé udalosti z vlastného života. Táto schopnosť bola dlho považovaná za výhradne ľudskú vlastnosť. U ľudí totiž slúži ako dôkaz epizodickej pamäte subjektívne vedomie, ktoré prežívame pri epizodickom spomínaní. Z tohto dôvodu, je zložité túto kognitívnu schopnosť preukázať aj u iných živočíšnych druhov. Napriek tomu však existuje niekoľko nepriamych dôkazov, ktoré nasvedčujú tomu, že aj ostatné živočíšne druhy epizodickou pamäťou do určitej miery disponujú. Táto bakalárska práca sumarizuje doterajšie poznatky o epizodickej pamäti, poskytuje prehľad štúdií epizodickej pamäte u jednotlivých živočíšnych taxónov a porovnáva metodiky, ktorými sa jednotliví autori snažili danú schopnosť demonštrovať. Zvláštny dôraz je kladený predovšetkým na vtáky, hlodavce a primáty.

KLÚČOVÉ SLOVÁ : Epizodická pamäť, Episodic-like memory, Hipokampus, Kognitívna schopnosť, Zvierací model

Episodic memory refers to an ability that allows a person to mentally re-enact past events from his own life. This capacity was long considered to be uniquely human. The best evidence of this ability in humans is subjective consciousness, which accompanies episodic recollection. For this reason, it is particularly difficult to study such cognitive ability in other animal species. However, there is some indirect evidence showing that animals could possess the ability of episodic memory to some degree. This bachelor thesis summarizes recent knowledge about episodic memory, provides an overview of specific studies in different animal taxons and compares the methodologies used by various authors to demonstrate episodic memory in animals. It focuses mainly on birds, rodents and primates.

KEYWORDS : Episodic memory, Episodic-like memory, Hippocampus, Cognitive ability, Animal model

OBSAH

Úvod.....	1
1. Čo je epizodická pamäť.....	2
1.1 Význam epizodickej pamäti a mentálne cestovanie časom.....	3
1.2 Neuronálny základ epizodickej pamäte.....	4
2. Epizodická pamäť u zvierat.....	7
2.1 Clayton a model www.....	8
2.2 Metodické problémy výskumu epizodickej pamäte u zvierat.....	10
2.2.1 Spomínanie vs. rozpoznávanie – otázka familiarity.....	10
2.2.2 Meranie času.....	11
2.2.3 Tréning a očakávanie testu.....	12
2.2.4 Epizodická pamäť patrí do dlhodobej pamäte.....	13
2.3 Prehľad štúdií epizodickej pamäte u zvierat	13
2.3.1 <u>Vtáky</u>	13
2.3.1.1 Sojka Západná (<i>Aphelocoma coerulescens</i>).....	13
2.3.1.2 Straka obyčajná (<i>Pica pica</i>).....	14
2.3.1.3 Sýkorka čiernohlavá (<i>Poecile atricapillus</i>).....	15
2.3.1.4 Holub domáci (<i>Columba livia f.domestica</i>).....	15
2.3.2 <u>Hlodavce</u>	16
2.3.2.1 Potkan (<i>Rattus norvegicus</i>).....	16
2.3.2.2 Myš domáca (<i>Mus musculus</i>).....	21
2.3.2.3 Hraboš pensylvánský (<i>Microtus pennsylvanicus</i>).....	22
2.3.3 <u>Primáti</u>	23
2.3.3.1 Opice.....	23
2.3.3.1.1 Makak rhesus (<i>Macaca mulatta</i>).....	23
2.3.3.2 Ľudoopy.....	24
2.3.3.2.1 Orangutan sumatérsky (<i>Pongo pygmaeus abelii</i>).....	24
2.3.3.2.2 Bonobo (<i>Pan paniscus</i>).....	25
2.3.3.2.3 Šimpanz učennivý (<i>Pan troglodytes</i>).....	25
2.3.3.2.4 Gorila západná nížinná (<i>Gorilla gorilla gorilla</i>).....	26
2.3.4 <u>Ostatné</u>	28
2.3.4.1 Delfín skákavý (<i>Tursiops truncatus</i>).....	28
2.3.4.2 Jukatánske miniatúrne prasa (<i>Sus scrofa domesticus</i>)...	29
2.3.4.3 Včela medonosná (<i>Apis mellifera</i>).....	29
2.4 Plánovanie u zvierat.....	30
3. Záver a diskusia.....	34
4. Zoznam použitej literatúry.....	37

Úvod

Čas je veličina, ktorá je, až na jednu výnimku, jednosmerná a nezvratná. Jednosmernosť času je jeden zo základných fundamentálnych zákonov prírody. Jedinú výnimku tvorí ľudská schopnosť pamätať si minulé udalosti. Keď človek spomína na to, čo robil v minulosti, ohýba tým časovú os do slučky. Subjekt mentálne cestuje späť v čase a porušuje tým zákon jednosmerného toku času. Samozrejme, nie v zmysle fyzickej reality, ale skôr v zmysle reality mysle. Táto ľudská schopnosť dostala názov – epizodická pamäť (Tulving, 1972, 1993a). Je nutné si uvedomiť, že táto schopnosť tvorí nedeliteľnú súčasť ľudského vedomia a svojím spôsobom ho sama definuje. Je človek bez epizodickej pamäti stále človekom? Ak áno, prečo majú patológie epizodickej pamäti, napr. u Alzheimerovej choroby, tak devastujúci vplyv na vedomia človeka? Strata epizodickej pamäti narúša vedomie človeka až k jeho samotnej podstate. Bez tejto schopnosti by sme ostali zaseknutí v čase, neschopní rekapitulovať svoj vlastný život. Schopnosť, ktorej absencia tak silno narúša podstatu človeka, si zaslúži veľkú pozornosť vo vedeckej sfére.

Existuje niekoľko prístupov ako skúmať epizodickú pamäť. Môžeme skúmať akým mechanizmom funguje epizodická pamäť u človeka s použitím rôznych molekulárnych, neurofyziologicalkých alebo zobrazovacích metód. Táto práca sa ale venuje inému, a to evolučnému prístupu. Ak chceme zistiť kedy v sa evolúcií objavuje schopnosť epizodickej pamäte, musíme svoju pozornosť zamerať na zvieratá. Tu sa však stretávame s problémom, akým spôsobom skúmať epizodickú pamäť u zvierat. Od prvej štúdie z roku 1998, ktorá sa pokúsila demonštrovať epizodickú pamäť u zvierat (Clayton and Dickinson, 1998) ubehla viac ako dekáda. Počas tohto obdobia bolo zverejnené veľké množstvo štúdií, ktoré sa pokúsili študovať schopnosť epizodickej pamäte u zvierat niekoľkými rôznymi metódami. Cieľom tejto práce je vytvoriť aktuálny prehľad týchto štúdií a analyzovať výhody a nevýhody jednotlivých metodík, ktoré autori ponúkajú. Zásadným kritériom je, aby daná metodika demonštrovala výhradne schopnosť epizodickej pamäte, a vylúčila použitie jednoduchších kognitívnych systémov. Dôkaz epizodickej pamäti u zvierat by vniesol nové svetlo do evolúcie kognitívnych systémov, a zároveň by zmenšil priepasť medzi človekom a ostatnými zvieratami. Zvierací model epizodickej pamäte by zásadným spôsobom prispel k štúdiu ľudskej epizodickej pamäte a to hlavne z medicínskeho hľadiska, pretože na jeho základe by sme mohli vybudovať metódy liečby niektorých patológií epizodickej pamäte u ľudí.

1. Čo je epizodická pamäť

Samotný pojem epizodická pamäť prvýkrát vniesol na pole psychológie Endel Tulving v roku 1972. Podľa neho je dlhodobá deskriptívna pamäť človeka založená na dvoch hlavných systémoch, na epizodickej a sémantickej pamäti. Tieto dva systémy spracovávajú informácie zo zmyslových a iných kognitívnych systémov, uchovávajú rôzne aspekty tejto informácie a na povel predávajú informáciu ďalším systémom, ktoré sú zodpovedné za jej preklad do vedomia a správania človeka. Líšia sa a) povahou informácií, s ktorými pracujú, b) pravidlami, ktorými sa riadia a c) neuronálnym základom v mozgu (Tulving, 1993a). Sémantická pamäť registruje, organizuje a ukladá informácie a fakty o okolitom svete a umožňuje ich opätovné získavanie. Epizodická pamäť naopak prijíma a ukladá informácie o časovo datovaných autobiografických epizódach a ich časopriestorových vzťahoch. Umožňuje človeku vedome prežívať predošlé osobné udalosti v určitej situácii a v určitom čase (Tulving, 1972).

Jeden zo spôsobov ako demonštrovať epizodickú pamäť je opýtať sa človeka, čo mal včera ráno na raňajky. Vo väčšine prípadov si subjekt mentálne vyjavi situáciu, počas ktorej raňajkoval a z takéhoto komplexného balíčka informácií vyberie informácie, ktoré sa týkali druhu jedla. Môže však nastať aj taký prípad, kedy je subjekt zvyknutý každé ráno raňajkovať napr. ananás. Subjekt by pravdepodobne automaticky odpovedal ananás, bez toho, aby si vedome spomenul na danú udalosť. V tomto prípade, by sa teda jednalo o informáciu čerpanú zo sémantickej pamäte. Rozdiel medzi epizodicou a sémanticou pamäťou možno demonštrovať na podobnom príklade – informácie typu '1+1=2', 'hlavné mesto Číny je Peking' a 'oheň je horúci' sú všetko informácie sémantickej povahy, zatiaľčo spomienka na udalosť, keď som ako malý chlapec strčil ruku do ohňa a popálil som sa je epizodickej povahy. V jednom pamäťovom pokuse ukázali subjektom zoznam slov, ktoré si mali zapamätať. Následne mali z nového zoznamu slov určiť slová, ktoré boli prítomné na študovanom zozname a uviesť, či si pamätajú dané slovo alebo proste vedia, že tam bolo (Gardiner and Java, 1991). Táto štúdia pekne ukazuje, že slová, ktoré boli pamätané vyžadovali epizodickú pamäť, pretože subjekt si musel spomenúť na konkrétnu udalosť, resp. kontext, v ktorom si slovo zapamätal. Slová, ktoré subjekty vedeli, že boli na zozname ale nedokázali si na to spomenúť, boli identifikované na základe pocitu familiarity a nevyžadovali epizodickú pamäť.

Človek, ktorý vedome spomína na minulú udalosť sa mentálne vracia späť v tzv. subjektívnom čase. Epizodickú spomienku mentálne prežíva ako realitu, ale zároveň vie odlíšiť skutočné vedomie reálneho sveta. Preto bol zavedený pojem autoneotické vedomie,

ktoré umožňuje človeku mentálne sa vracat' v subjektívnom čase a je charakteristické pre epizodickú pamäť (Tulving, 1993a, Tulving and Markowitsch, 1998). Epizodická pamäť vyžaduje myseľ, v ktorej vlastné JA existuje ako entita odlišná od okolitého sveta, umožňujúca človeku rozlišovať medzi mentálnymi reprezentáciami seba v minulosti, súčasnosti a budúcnosti. Tento koncept sebauvedomenia tvorí, spolu s autoneotickým vedomím a schopnosťou vnímať subjektívny čas, hlavné nedeliteľné prerekvizity epizodickej pamäte. Pri epizodickej pamäti sú informácie zakódované oddelene od sématického systému. Pri zapisovaní a vyvolávaní informácií sa však tieto epizodické spomienky vzájomne prepletajú s elementmi sémantickej pamäti. Tento stav sa nazýva 'episodic retrieval mode' (Tulving, 2002). Rozsiahle debaty sa vedú ohľadne evolučného pôvodu epizodickej pamäte. Tu sa vynára otázka, či sa jedná o unikátne ľudskú vlastnosť alebo touto schopnosťou môžu disponovať aj niektoré zvieratá. Tulving sa domnieval, že epizodická pamäť vznikla postupným odštiepením zo sémantickej pamäti (Tulving, 1984). Argumentoval tým, že epizodická pamäť sa vyskytuje výhradne u ľudí a zvieratá majú iba sémantickú pamäť, nakoľko sú schopné sa učiť informácie o okolitom svete. Neskorší vývoj epizodickej pamäti možno sledovať aj v ľudskej ontogenéze. Na základe behaviorálnych testov s malými deťmi sa zistilo, že epizodická pamäť sa u ľudí objavuje približne v 4. až 5. roku života (Gopnik and Graf, 1988, Perner and Ruffman, 1995).

1.1 Význam epizodickej pamäte a mentálne cestovanie časom

Otázkou ostáva, aký adaptívny význam má epizodická pamäť pre človeka. Ponúka sa niekoľko hypotéz. Jednak nám umožňuje opakovane prežívať minulú udalosť, čím z nej môžeme vytážiť všeobecnejšie a abstraktnejšie závery sémantickej povahy. V tomto zmysle, epizodická pamäť svojim vznikom umožnila sémantickej pamäti ďalší vývoj a prispela k lepšiemu spracovaniu informácií sémantickej povahy (Suddendorf and Corballis, 1997). Najpravdepodobnejšia hypotéza, ktorá prichádza do úvahy je, že epizodická pamäť neslúžila primárne na znovuprežívanie minulých udalostí, ale na plánovanie do budúcnosti a vytváranie predpokladaných budúcich situácií (Suddendorf and Corballis, 1997). Epizodická pamäť pozostáva z konštrukčného aparátu, ktorý dokáže poskladať sémantické poznatky do vedomých epizód, či už minulých alebo budúcich. Takéto vedomé plánovanie má veľký vplyv na fitness jedinca, pretože mu umožňuje optimálne prispôsobiť svoje správanie na predpokladanú budúcu situáciu – napríklad kedy a kde hľadať jedlo, sexuálneho partnera, atď. (Suddendorf and Corballis, 1997, Suddendorf et al., 2009). Epizodickú pamäť možno teda pokladať za súčasť väčšieho celku, ktorý umožňuje vedome cestovať v subjektívnom čase v oboch smeroch – tzv. mentálne cestovanie časom (Suddendorf and Corballis, 1997, Atance

and O'Neill, 2001). To znamená, že epizodická pamäť a epizodické plánovanie do budúcnosti tvoria dve strany jednej mince. Túto myšlienku podporuje štúdia, ktorá potvrdzuje, že pacienti s neuronálnou poruchou, ktorí majú poškodenú epizodickú pamäť majú problém predstaviť si sami seba v budúcej fiktívnej situácii (Hassabis et al., 2007). Pacientom bola opísaná určitá základná situácia (napr. slnečný deň na pláži), v ktorej si mali predstaviť sami seba. Na základe tejto predstavy dostali za úlohu opísať čo najviac detailov, ktoré ich v danom momente napadli a videli ich 'mentálnym zrakom' (napr. vidím ako sa popri pláži prechádza pani so svojim psom). Pacienti s poruchou epizodickej pamäti obstáli v tomto teste výrazne horšie ako zdravé kontrolné subjekty (Hassabis et al., 2007). K podobným výsledkom dospeli pri štúdiu, v ktorej pomocou neuronálnych zobrazovacích metód zistili veľký prekryv aktivovaných oblastí mozgu pri rozprávaní o minulej a budúcej fiktívnej epizóde (Addis et al., 2007, Schacter et al., 2007, Schacter and Addis, 2009). Schacter a kolegovia navrhli hypotézu prospektívneho mozgu, podľa ktorej je jednou zo základných funkcií mozgu využívať minulé skúsenosti, ktoré boli osvojené epizodickou pamäťou za účelom plánovať a predpokladať budúce udalosti. Z tohto dôvodu sú naše epizodické spomienky často prekvapujúco nepresné v porovnaní so sémantickými spomienkami a určite viac nestabilné a náchylné k poškodeniu (Tulving, 1972). Okrem plánovania mohla vzniknúť schopnosť mentálneho cestovania časom ako odpoveď na komplexnú sociálnu štruktúru. Bolo nutné si pamätať jednotlivé interakcie s ostatnými členmi skupiny a na ich základe zlepšiť kooperáciu v rámci skupiny, stanoviť hierarchickú štruktúru, znížiť stresové situácie a násilie v skupine (Suddendorf and Corballis, 1997, Schwartz and Evans, 2001). Ak bola socialita rozhodujúcim faktorom vzniku mentálneho cestovania časom, potom by sme mali očakávať prítomnosť tejto schopnosti aj u iných druhov primátov s komplexnou sociálnou štruktúrou (Osvath and Gardenfors, 2007). Autori tejto hypotézy tiež poukazujú na koevolúciu jazyka a mentálneho cestovania časom. Jazyk podľa nich vznikol ako prostriedok k zdieľaniu skúseností z jednotlivých epizód (Suddendorf and Corballis, 1997).

1.2 Neuronálny základ epizodickej pamäte

Prípad, ktorý rozvíril široké diskusie o neuronálnom základe pamäte sa odohral v roku 1953. Jednalo sa o mladého pacienta H.M., ktorý trpel silnými epileptickými záchvatmi (Scoville and Milner, 1957). H.M. podstúpil experimentálnu liečbu, ktorá spočívala v bilaterálnom chirurgickom odstránení mediálnych častí temporálnych (spánkových) lalokov (MTL) mozgu pacienta, čím došlo okrem iného aj k vážnemu poškodeniu hipokampu. Do MTL patrí hipokampálna formácia, parahipokampálny cortex a parahipokampálny gyrus (Amaral, 1999). Záchvaty sa týmto zákrokom podarilo redukovať, no objavila sa jedna

neočakávaná skutočnosť - oproti pôvodnému predpokladu nastala iba čiastočná retrográdna amnézia, staršie spomienky zostali zachované, ale objavila sa amnézia anterográdna: bola narušená schopnosť tvoriť nové dlhodobé pamet'ové stopy. V tejto dobe ešte nebolo zavedené členenie deskriptívnej pamäte na epizodickú a sémantickú, preto nebolo možné určiť, ktorý systém pamäte bol viac poškodený. Touto otázkou sa zaoberá nedávna štúdia, ktorá sa podľa nových poznatkov o deskriptívnej pamäti venuje hlbšej analýze anamnézy H.M. (Steinvorth et al., 2005). V tejto štúdií bol H.M. podrobený sérii testov, ktoré zisťovali jeho schopnosť sémantickej pamäte (otázky týkajúce sa spoločenského diania v rôznych obdobiach jeho života atď.) a epizodickej pamäte (autobiografické interview o osobných zážitkoch z vlastnej minulosti atď.). Ukázalo sa, že jeho vzdialené epizodické spomienky boli výrazne viac poškodené ako sémantické. To znamená, že schopnosť epizodickej pamäte je závislá na štruktúrach v mediálnych častiach temporálnych lalokov mozgu, a to hlavne na hipokampe.

Toto tvrdenie podporuje podobný prípad pacienta K.C., ktorý po poškodení hipokampu pri motocyklovej nehode kompletne stratil schopnosť epizodickej pamäte (Tulving, 2002). Jeho intelektuálne a jazykové schopnosti ostali neporušené. K.C. mal veľké problémy so vstrebávaním nových informácií z každodenného života, čo svedčí o tom, že porušená bola aj schopnosť sémantickej pamäte. Zaujímavé však je, že jeho spomienky sémantickej povahy pred nehody ostali neporušené na rozdiel od epizodických, ktoré kompletne stratil. Hoci vedel presné pravidlá šachu, nevedel si spomenúť, že by ho niekedy v živote hral. Jeho vedomosti z geografie, dejepisu, matematiky atď. boli takisto na vysokej úrovni. Nedokázal si však spomenúť na svoju vlastnú minulosť a nebol schopný si predstaviť potenciálne situácie v svojej budúcnosti. To svedčí o tom, že stratil aj schopnosť autoneotického vedomia (Tulving, 1985). Iná štúdia opisuje stav troch pacientov, u ktorých došlo k poškodeniu neuronálneho tkaniva mozgu vo veľmi mladom veku (Vargha-Khadem et al., 1997). Pomocou magnetickej rezonancie bolo zistené, že poškodenie je limitované takmer výhradne na hipokampus. Podobne ako v prípade K.C., pacienti nemali žiadnu schopnosť epizodickej pamäte. Sémantická pamäť však poškodená nebola. U dvoch pacientov dokonca došlo ku kódovaniu spomienok sémantickej povahy až po poškodení mozgu (Vargha-Khadem et al., 1997). To svedčí o tom, že sémantická pamäť je menej závislá na hipokampe ako epizodická pamäť.

Napriek tomu, že máme veľké kvantum informácií zo štúdií neuropatologických pacientov, nie je možné na ich základe určiť presné neuronálne štruktúry v mozgu a ich funkčné vzťahy. Pre detailnejšiu analýzu musia byť použité modernejšie techniky – neuroimaging. Jedná sa o techniku založenú buď na pozitronovej emisnej tomografii (PET) alebo na funkčnej magnetickej rezonancii (fMRI). Pri týchto štúdiách bola subjektom monitorovaná aktivita neurónov v rôznych častiach mozgu počas epizodického spomínania.

Následnou analýzou výsledkov bola definitívne dokázaná výrazná aktivita v rámci mediálnych častí temporálnych lalokov (MTL), a to hlavne v hipokampe pri epizodickom spomínaní (Eldridge et al., 2000, Maguire, 2001, Squire et al., 2004, Addis and McAndrews, 2005, 2006) a tiež pri snahe o konštrukciu budúcej fiktívnej epizódy (Hassabis et al., 2007). Zásadnou štruktúrou pri epizodickej pamäti je samotný hipokampus, zatiaľčo kortikálne oblasti, ktoré ho obklopujú majú významnú rolu pri sémantickej pamäti (Tulving and Markowitsch, 1998). Ukázalo sa, že hipokampus je kľúčovou štruktúrou, ktorá dokáže rozlišovať medzi unikátnymi epizódami a integrovať informácie extrahované z týchto epizód do sémantickej pamäte (Eichenbaum, 1997, Ergorul and Eichenbaum, 2004).

Okrem MTL sú pri epizodickej pamäti zaangažované aj predné mozgové laloky. Neuropatologické štúdie pacientov s poškodenými prednými lalokmi ukazujú, že pacienti majú takisto poškodenú schopnosť epizodickej pamäte (Janowsky et al., 1989, Shimamura et al., 1990, Wheeler et al., 1995, 1997). Použitím funkčnej magnetickej rezonancie a elektroencefalografie bolo zistené, že aktivita prebieha prevažne v prefrontálnom kortexe a tiež v laterálnom parietálnom kortexe (Rugg et al., 2002). Jedna zo štúdií, ktorá monitorovala mozgovú aktivitu subjektov pomocou PET počas úlohy vyžadujúcej epizodickú pamäť, dospela k tzv. HERA (hemispheric encoding/retrieval asymmetry) modelu (Tulving et al., 1994, Nyberg et al., 2000). Podľa tohto modelu patrí pravý aj ľavý prefrontálny kortex do rozsiahlej neuronálnej siete, ktorá slúži epizodickej pamäti, no zároveň obe hemisféry prefrontálneho kortexu majú rozličné funkcie. Zistilo sa, že ľavý prefrontálny kortex je diferencne viac zúčastnený pri kódovaní epizodických spomienok, a naopak pravý prefrontálny kortex je viac zúčastnený pri získavaní epizodických spomienok (spomínaní).

Keďže experimentálna manipulácia s ľudským mozgom je limitovaná, viaceré neuronálne mechanizmy ostávajú nepreskúmané. Za týmto účelom, by bolo prospešné vytvoriť také zvieracie modely, ktoré by nám umožnili hlbšie preskúmať neuronálne procesy podmieňujúce epizodickú pamäť. Pri takýchto štúdiách je nutné vymyslieť úlohu, v ktorej je zviera nútené využívať pamäťový systém, ktorý je možné považovať za analogický ľudskej epizodickej pamäti. Táto problematika bude podrobne spracovaná v ďalšej kapitole tejto práce. Prevažná väčšina štúdií je skúmaná na potkanoch, u ktorých sa sleduje vplyv lézií rôznych častí hipokampu na výkon pri testovanej úlohe. Bolo zistené, že hipokampus je nenahraditeľnou súčasťou procesov, ktoré umožňujú potkanom orientáciu v priestore na základe predošlej skúsenosti (Aggleton and Pearce, 2001, Ferbinteanu and Shapiro, 2003), pamätať si určitú sekvenciu vôní (Fortin et al., 2002), integrovať jednotlivé komponenty pamäťového systému, ktorý je analogický epizodickej pamäti u ľudí (Ergorul and Eichenbaum, 2004). Tieto a mnoho ďalších štúdií poukazujú na to, že vznik epizodickej

pamäti v evolúcii bol závislý hlavne na hipokampe a funkcie, ktoré hipokampus plní u zvierat tvoria akési základné kamene plne rozvinutej schopnosti epizodickej pamäti u ľudí.

Neuronálny základ epizodickej pamäti neexistuje v mozgu ako jedna kompaktná štruktúra, ale je založená na komplexnej štruktúre neuronálnych sietí. Dáta získané kombináciou neuropsychológie pamäte a neurofyziológie poukazujú na to, že epizódy sú kódované ako reprezentácie formované neuronálnou sieťou, ktorá zahŕňa mediálne časti temporálnych lalokov a prefrontálny kortex (Nyberg et al., 2000, Ferbinteanu et al., 2006). Interakcie MTL a prefrontálneho kortexu sú nevyhnutné pre úspešné fungovanie epizodického systému. Jednotlivé regióny prispievajú rôznymi spôsobmi do procesov kódovania, uskladňovania a opätovného získavania informácií. MTL je asociovaná prevažne s kódovaním a získavaním dlhodobých spomienok epizodickej povahy, zatiaľčo prefrontálny kortex je spojovaný s kognitívnymi kontrolnými procesmi akými sú selekcia, monitoring a inhibícia informácií (Simons and Spiers, 2003). Téma neuronálneho základu epizodickej pamäte je veľmi komplexná. Neuronálna sieť obsahuje množstvo ďalších štruktúr a funkčných vzťahov, ktoré prispievajú k fungovaniu epizodickej pamäte. Táto kapitola obsahuje len základné informácie, ktoré umožňujú základný prehľad a orientáciu v tejto problematike.

2. Epizodická pamäť u zvierat

Epizodickú pamäť u človeka je možné dokázať na základe subjektívnej osobnej skúsenosti a možnosti o nej referovať prostredníctvom jazyka. Introspektívna skúsenosť epizodického spomínania je doprevádzaná autoneotickým vedomím a pocitom subjektívneho času (Tulving, 1993a, Suddendorf and Corballis, 1997, Tulving and Markowitsch, 1998, Suddendorf and Corballis, 2010). Keďže tieto fenomenologické konštrukty sú subjektívne, vieme o nich len my. Jediný spôsob, ktorým ich dávame najavo ostatným je prostredníctvom jazyka. Tento fakt prehľbuje priepasť medzi človekom a ostatnými non-linguálnymi živočíchmi, pretože neexistujú žiadne behaviorálne markre autoneotického vedomia a subjektívneho času. Ostáva nám len pripustiť, že s najväčšou pravdepodobnosťou nebudeme nikdy schopní vymyslieť metodiku, ktorou by bolo možné dokázať prítomnosť týchto fenomenologických konštruktov u zvierat (Tulving and Markowitsch, 1994, Griffiths et al., 1999, Suddendorf and Busby, 2003, Suddendorf and Corballis, 2010).

Tulving zastával názor, že len ľudia sú schopní epizodickej pamäte. Tvrdí, že napriek tomu, že zvieratá majú výborne vyvinutú znalosť okolitého sveta, sú schopné osvojovať si veľké množstvo informácií, dokážu sa poučiť z minulej udalosti, prispôbovať sa, riešiť problémy a rozhodovať sa na základe minulej udalosti, avšak to ešte neznamená, že dokážu

mentálne cestovať v čase späť a prežívať minulé udalosť (Tulving, 1984). Tento názor podporili Suddendorf a Corballis, ktorí tvrdili, že z nedostatku dôkazov zatiaľ nieje možné potvrdiť epizodickú pamäť, a teda mentálne cestovanie časom u zvierat (Suddendorf and Corballis, 1997, Suddendorf and Busby, 2003). Roberts prišiel s hypotézou, ktorá opisovala zvieratá ako 'zaseknuté v čase' (Roberts, 2002). Podľa tejto hypotézy, zvieratá žijú v permanentnej prítomnosti, bez konceptu časovej dimenzie, ktorá by zo súčasného okamžiku siahala do minulosti a budúcnosti. Jeden zo základných problémov štúdia epizodickej pamäte u živočíchov je otázka, či si zvieratá pamätajú minulé udalosti podobne ako pri vedomom prežívaní minulých epizód u človeka, alebo si jednoducho pamätajú sémantické fakty o udalosti bez toho, aby vedeli, že sa viažu k osobnej skúsenosti (Roberts, 2002, Dere et al., 2006). Mnoho ľuďom napadne, že ich pes musí mať koncept časovej dimenzie orientovanej do budúcnosti, keď každý deň v rovnakú hodinu čaká na pána pošťára. Treba si však uvedomiť, že tento a podobné príklady sa dajú vysvetliť kompletne pomocou sémantickej pamäte bez nutnosti mentálne cestovať v čase.

2.1 Clayton a model www

Veľký zlom nastal v roku 1998. Clayton a kolegovia sa rozhodli hľadať, kde v prírode, u akých druhov a v akom ekologickom kontexte, by sa mohla epizodická pamäť prirodzene vyskytovať ako adaptívna vlastnosť. Napadlo ich niekoľko možností. Jednak u primátov pri tvorbe koalícií a aliancií, kde je výhodné pamätať si epizódy, v ktorých došlo k interakciám medzi jedincami. Iná možnosť je pri hniezdnom parazitizme u kukučiek. Po pozorovaní cudzieho druhu, ako si stavia hniezdo, si kukučka musí zapamätať, kde sa hniezdo vyskytuje a tiež kedy približne dôjde ku kladeniu vajíčok, aby tam mohla nenápadne vsunúť svoje vajíčko. Ako ďalší príklad je možno uviesť polygynne druhy, akým je napr. hraboš. Samci týchto hlodavcov majú väčšie teritórium ako samice a pária sa s viacerými samicami naraz. Samec si teda musí pamätať, kde je ktorá samica situovaná a v akom období sexuálnej receptivity sa práve nachádza (Griffiths et al., 1999, Clayton et al., 2001a).

Vybrali si nakoniec možnosť, ktorá by mohla najkrajšie ilustrovať epizodickú pamäť u zvierat – vtáky, ktoré si robia zásoby potravín (tzv. food-storing birds). Tieto vtáky si ukrývajú potravu pre prípad nepriaznivých podmienok. To, kde si potravu ukryli si často pamätajú týždne až mesiace. Clayton et al. zostavili jednoduchý pokus, v ktorom demonštrovali, že sojky západné (*Aphelocoma coerulescens*) si pamätajú kedy a kde bolo ktoré jedlo ukryté (Clayton and Dickinson, 1998). Sojkám umožnili ukryť dva druhy jedál – preferované, avšak kazivé červíky a nepreferované nekazivé oriešky. Najprv nechali sojky ukryť oriešky v čase 0h do jednej polovice aparatury a červíky v čase 120h do druhej strany.

Sojky boli naučené, že červíky sa po dobe dlhšej ako 4h pokazia. Pri teste¹ v čase 124h sojky hľadali preferenčne červíky, ktoré pred 4h ukryli. V opačnom prípade, ak ukryli červíky pred 124h a oriešky pred 4h, tak zmenili preferenciu na oriešky, pretože si odvodili, že po takom dlhom intervale budú červíky už skazené.

Pri interpretovaní tohto pokusu sa autori odkázali na pôvodnú Tulvingovu definíciu, že epizodická pamäť ukladá informácie o časovo datovaných epizódach ('čo') a ich časopriestorových vzťahoch ('kedy' a 'kde') (Tulving, 1972). Výhodou tejto definície je, že integrácia a následné vyvolanie týchto troch faktorov unikátnej minulej udalosti, t.j. čo sa stalo, kedy a kde sa to stalo, je možné behaviorálne demonštrovať u zvierat (Clayton and Dickinson, 1998, Griffiths et al., 1999). V tejto štúdií bolo dokázané, že sojky si pamätali čo sa stalo v minulej udalosti (ukrytie červíkov, alebo orieškov), kde sa to stalo (pravá alebo ľavá polovica aparatury) a kedy sa to stalo (pred dlhým, alebo krátkym intervalom). Clayton a kolegovia tento model nazvali model Čo-Kde-Kedy (po anglicky What-Where-When = model www). Pri www experimentoch založených čisto na behaviorálnych kritériách epizodickej pamäti musí byť živočích schopný zakódovať informácie do pamäte na základe jednej osobnej udalosti z minulosti a neskôr precízne vyvolať informácie o tom, čo sa kde a kedy stalo (Griffiths et al., 1999). Tulving do svojej definície neskôr pridal podmienku, že subjekt musí byť schopný tzv. autoneotického vedomia pri prežívaní minulej udalosti (Tulving 1993a, Tulving and Markowitsch, 1998). Keďže autoneotické vedomie nie je možné dokázať u zvierat, Clayton et al. sa rozhodli pomenovať pamäť, ktorú objavili u sojek použitím www-modelu ako tzv. episodic-like memory, t.j. pamäťový systém, ktorý je podobný ľudskej epizodickej pamäti (Clayton and Dickinson, 1998, Griffiths et al., 1999, Clayton et al., 2001a). Tento pokus otvoril novú bránu do výskumu epizodickej pamäte u zvierat.

Clayton neskôr stanovila presné behaviorálne kritéria pre obsah, štruktúru a flexibilitu spomienky tak, aby bolo možné u daného živočícha dokázať episodic-like memory (Clayton et al., 2003a, Clayton et al., 2003b). Obsahom epizodickej spomienky sa rozumie model www – živočích si musí z minulej udalosti pamätať čo sa stalo, kde a kedy sa to stalo. Čo sa týka štruktúry, čo-kde-kedy informácie musia reprezentovať tú istú udalosť, preto musia byť spojené do jednej integrovanej spomienky. To znamená, že ak si spomenieme na jednu komponentu epizódy - napr. 'čo', automaticky by sa nám mali objaviť aj ostatné – 'kedy', 'kde' (Schwartz and Evans, 2001). Bez takejto integrácie, by zviera nemohlo rozlíšiť dve rozličné epizódy, ktoré zdieľajú rovnaké charakteristiky. Touto podmienkou, musíme vylúčiť prípady, v ktorých si živočích pamätá čo-kde-kedy informáciu ako tri na sebe nezávislé fakty sémantickej povahy (Roberts, 2002). Poslednou podmienkou je flexibilita epizodickej

¹ Pri testovaní bola potrava z aparatury odstránená, aby sa sojky nemohli rozhodovať na základe nežiadúcich olfaktorických a vizuálnych stôp

spomienky. Epizodická pamäť spolu so sémantickou patria do deklaratívnych systémov, ktoré umožňujú flexibilné použitie získaných informácií v nových situáciách. Ak sa teda živočích stretne s podobnou situáciou, akú už zažil, mal by byť schopný na základe epizodickej spomienky optimalizovať svoje správanie a rozhodnutia v prítomnosti (Clayton et al., 2003a).

2.2 Metodické problémy výskumu epizodickej pamäte u zvierat

Testy epizodickej pamäte u zvierat vyžadujú špeciálnu metodiku a návrh experimentu, na základe ktorých bude testovaná schopnosť zvierat epizodicky prežiť minulosť a bude vylúčená akákoľvek možnosť vyriešiť úlohu sémantickými zložkami. Jedna zo základných námietok tvrdí, že www model vôbec nemusí odzrkadľovať episodic-like memory u zvierat (Suddendorf and Busby, 2003, Roberts and Feeney, 2009, Suddendorf and Corballis, 2010). Roberts uvádza príklady, kedy človek môže epizodicky spomínať na určitú udalosť, napríklad konverzáciu s inou osobou, pričom si vôbec nemusí byť vedomý kedy a kde sa táto konverzácia odohrala. Na druhej strane, môže sa stať, že človek dokáže reprodukovať čo-kde-kedy informácie určitej udalosti a nemusí mať na ňu žiadnu epizodickú spomienku. Každý z nás predsa vie kedy a kde sa narodil, no nikto si to nepamätá. Z tohto dôvodu Suddendorf et al. navrhujú aby sa episodic-like memory nazývala www-memory, pretože aj www (čo-kde-kedy) môže byť sémantickej povahy (Suddendorf and Busby, 2003). V tejto časti práce spomeniem základné metodické problémy, ktoré komplikujú výskum epizodickej pamäte u zvierat. V nasledujúcej kapitole bude prehľad štúdií epizodickej pamäte u zvierat, pričom dôraz bude kladený na to, ako jednotliví autori riešia metodické problémy a aké riešenia navrhujú.

2.2.1 Spomínanie vs. rozpoznávanie – otázka familiarity

Jednou z hlavných prekážok pri štúdiách episodic-like memory u zvierat je nutnosť rozlišovať riešenia úlohy založené na epizodickej pamäti od riešení založených na familiarite, t.j. rozlišovať medzi skutočným spomínaním a rozpoznávaním (Yonelinas, 2001, Roberts, 2002, Dere et al., 2006, Fouquet et al., 2010). Skutočné spomínanie vyžaduje vyvolanie presných a časovo datovaných informácií epizodickej povahy, zatiaľčo familiárne rozpoznávanie je založené na slabnúcej sile jednotlivých spomienok sémantickej povahy. Toto rozlíšenie je možné demonštrovať na štúdiu, v ktorej sojky zmenili potravnú preferenciu z červíkov na cvrčky po dlhom retenčnom intervale (Clayton et al., 2001b). Ak by sojka používala epizodickú pamäť, musela by si mentálne premietnuť udalosť ako ukrývala potravu a z toho vyvodit', kde skryla ktorú potravu, a tiež fakt, že od tej udalosti uplynulo dostatok času, aby sa červíky rozložili. Existuje však aj iné riešenie – po krátkom retenčnom intervale

je sojke aparátúra experimentu ešte relatívne familiárna, na rozdiel od dlhšieho intervalu. Sojka sa teda mohla naučiť jednoduché pravidlo – ak je aparátúra familiárna, hľadaj červíky, ak nie je familiárna, hľadaj cvrčky, lebo červíky vtedy nechutia dobre. Takéto pravidlo je založené čisto na sémantickej pamäti. V Claytonovej štúdií z roku 1989 vylúčili možnosť familiarity tým, že nechali sojky ukrývať jedlo do iných častí rovnakej aparátúry v dvoch rôznych časoch. Pri testovaní bola teda aparátúra vždy relatívne familiárna (Clayton et al., 2001b). Rozdiel medzi epizodickým spomínaním a familiaritou je možné doložiť aj štúdiami ľudí a potkanov, ktoré potvrdzujú, že epizodické spomínanie je závislé na hipokampe, zatiaľčo familiárne rozpoznávanie skôr na iných štruktúrach – perirhinálnom kortexe temporálnych lalokov a mediálnom dorzálnom jadre thalamu (Aggleton and Brown, 1999).

V roku 1984 Olton tvrdil, že prišiel na dôkaz epizodickej pamäti u holubov. Holubom bol predložený objekt a po určitom retenčnom intervale dokázali rozlíšiť tento objekt od iných objektov (Olton, 1984). V tomto pokuse holub vôbec nemusel spomínať na udalosť, kedy mu bol predložený daný objekt. Stačilo ak pri teste zo všetkých objektov vybral ten najfamiliárnejší (Roberts, 2002). Preto je dôležité pri vytváraní zvieracieho modelu epizodickej pamäte, aby bolo zaistené to, že zvierka spomína na udalosť ako na celok (integruje čo-kde-kedy komponenty udalosti) a nerozoznáva objekty, alebo lokality na základe relatívnej familiarity (Roberts, 2002, Crystal, 2010, Fouquet et al., 2010).

2.2.2 Meranie času

Časová komponenta má pri epizodickej pamäti kľúčovú úlohu. Na jej základe sme schopní rozlišovať dve udalosti, ktoré majú spoločné komponenty – ‘čo’ a ‘kde’ (Clayton et al., 2003a, Crystal, 2010). Žiadne dve udalosti nemôžu zdieľať rovnakú časovú komponentu. Existujú rôzne spôsoby akými sú ľudia a zvieratá schopné spracovávať časovú informáciu udalosti – 1. ako absolútny časový bod vsadený do určitej časovej štruktúry (kedy sa udalosť odohrala), 2. ako časovú vzdialenosť (ako dávno sa udalosť odohrala), 3. prostredníctvom poradia udalostí (udalosť B sa odohrala medzi udalosťami A a C) (Friedman, 1993, 2007). Výskum pamäte u človeka však ukázal, že ľudská pamäť vôbec nemusí byť časovo organizovaná (Friedman, 1993). Názor, že čas je lineárne reprezentovaný považuje Friedman za chronologickú ilúziu. Ľudia si čas udalosti pamätajú často veľmi nepresne a s veľkými deformáciami lineárneho modelu, napr. vieme čas dňa, kedy sa udalosť odohrala, ale nemusíme vedieť dátum, mesiac ani rok. Podľa Friedmana si ľudia vytvárajú okrem konvenčných (týždeň, mesiac) a prirodzených (deň, rok) štruktúr akési referenčné rámce pre štruktúru času, v ktorých sú udalosti časované. Preto môžeme udalosti väčšinou zaradiť len do určitých období, tzv. ostrovov času (Friedman, 1993, 2007). Čas je z týchto blokov odvodený a dáva spomienkam epizodickú kvalitu (Roberts, 2002).

Zvieratá si možno tiež vytvárajú určité časové referenčné rámce do ktorých zasadujú spomienky. Roberts tvrdí, že ak zvieratá nemajú vytvorenú takúto časovú konštrukciu, tak sú zaseknuté v čase, neschopné mentálne cestovať do minulosti (Roberts, 2002). Je dobré známe, že zvieratá majú zmysel pre čas. Otázkou ostáva, či im tento zmysel umožňuje nahliadať na spomienky minulých udalostí ako odohrávajúce sa v rôznych bodoch v minulosti. Aby im časová komponenta umožňovala mentálne cestovanie časom, musela by byť založená na absolútnom bode v čase alebo relatívnom bode, ktorý je založený na časovom vzťahu, resp. poradí s inými bodmi v čase. Ak zviera koná na základe času dňa, alebo množstva času, ktorý od udalosti ubehol, môže takto konať bez využitia epizodickej pamäti (Roberts, 2002, Eacott and Easton, 2010). Na to, aby sa jednalo o episodic-like memory je nutné, aby komponenta 'kedy' vyplávala z času explicitne kódovanom v pamäti, a nebola len vedľajším produktom slabnúcej sily spomienky (de Kort et al., 2005). Bolo napríklad pozorované, že holuby sa každý deň v rovnakom čase zhromažďovali na trávniku v univerzitnom kampuse predtým než tam prišli študenti obedovať (Wilkie et al., 1996). Penice v konkrétnom čase dňa navštevovali konkrétnu miestnosť, lebo boli naučené, že v tom čase sa tam nachádza jedlo (Biebach et al., 1989). Zmysel pre čas dňa je riadený vnútornými cirkadiánnymi oscilátormi, ktoré dávajú zvieratú signál k aktivite. Tento signál je sémantický, a preto čas dňa nemôže slúžiť ako časová komponenta epizodickej pamäti (Roberts, 2002). Jedna z ďalších otázok je, či si zvieratá skutočné pamätajú kedy sa udalosť odohrala, alebo si len odpočítavajú koľko času ubehlo (kedy vs. ako dávno). V jednej štúdií sa ukázalo, že potkany sa viac spoliehali na fakt ako dávno sa udalosť stala, ako na fakt kedy sa udalosť stala (Roberts et al., 2008). Tento spôsob sa odlišuje od ľudského kódovania času pri epizodickom spomínaní, a preto Roberts argumentuje, že ak potkany majú episodic-like memory, tak sa výrazne kvalitatívne líši od ľudskej epizodickej pamäte (Roberts et al., 2008, Roberts and Feeney, 2009). Eacott a Easton riešia túto problematiku tak, že navrhujú odstrániť časovú komponentu z modelu *www* a namiesto toho pridať komponentu – 'ktorá udalosť' (*which*). Úlohou tejto komponenty je rozpoznávať unikátne udalosti na základe času, alebo kontextu. (Eacott and Easton, 2010).

2.2.3 Tréning a očakávanie testu

Pri väčšine štúdií, musia byť zvieratá dlhodobo trénované, aby pochopili čo je od nich vyžadované pri teste, aby dostali odmenu. Takéto odmenou motivované úlohy vyžadujú operantné podmieňovanie, čo môže spôsobiť, že zvieratá využijú pravidlá podmieňovania a naučia sa, čo si majú zapamätať. V takomto prípade by si zvieratá uložili potrebné fakty do sémantickej pamäte bez toho, aby boli nútené k epizodickému spomínaní (Dere et al., 2006). Problém takýchto úloh je, že nedokážu prinútiť zviera spomenúť si na čo-kde-kedy

informácie pri testovaní, ktoré nie je očakávané zvierat'om (Zentall et al., 2001). Zentall a Dere teda navrhujú plánovať úlohy tak, aby boli spontánne a neočakávané.

2.2.4 Epizodická pamäť patrí do dlhodobej pamäte

Ďalší z faktorov, ktorý je nutné kontrolovať pri plánovaní experimentu je dĺžka retenčných intervalov, a to z toho dôvodu, že epizodická pamäť je pamäťový systém patriaci do dlhodobej a nie do krátkodobej pamäte (Tulving 1993a,b). Ak chceme získať dôkaz epizodickej pamäte u zvierat, musíme pracovať s retenčnými intervalmi, ktoré presahujú limity krátkodobej alebo pracovnej pamäte, to znamená, že retenčný interval musí presahovať minimálne 1 minútu (Schwartz and Evans, 2001).

2.3 Prehľad štúdií epizodickej pamäte u zvierat

2.3.1 VTÁKY

2.3.1.1 Sojka západná (*Aphelocoma coerulescens*)

Claytonovej štúdia z roku 1998 sa stala priekopníckou štúdiou epizodickej pamäti u zvierat. Na základe tejto štúdie Clayton zostavila niekoľko ďalších pokusov, ktoré dôkladnejšie demonštrovali túto schopnosť u sojek. Jeden z problémov úvodnej štúdie bolo, že sojky sa nemuseli nutne naučiť 'čo' ukrývali. Stačilo ak sa naučili hľadať v miestach kde ukryli červíky pri krátkom intervale a pri dlhom intervale sa týmto miestam vyhýbať (Clayton et al., 2001b). V nasledujúcej štúdií preto použili tri druhy jedla – červíky, cvrčky a oriešky², pričom sojka vždy dostala možnosť ukryť oriešky v kombinácií s červíkmi alebo cvrčkami . Testy prebehli po troch rôznych retenčných intervaloch – 4h, 28h, 100h. Sojky podľa očakávaní uprednostnili pri kombinácií cvrčky/oriešky po 4 a 28 hodinách cvrčky, a po 100 hodinách oriešky. Pri kombinácii červíky/oriešky uprednostnili po 4 hodinách červíky, a po 28 a 100 hodinách oriešky. Pri druhom pokusu nechali takto tréňované sojky ukryť červíky a cvrčky. Napriek tomu, že s touto kombináciou jedál nemali žiadnu predošlú skúsenosť, dokázali využiť poznatky o relatívnej kazivosti jedál - pri 4 hodinovom intervale uprednostnili červíky a pri 28 hodinovom intervale cvrčky. Pri ďalšej štúdií pozorovali, že sojky preferujú ohradu s jedlom, ktorým neboli presýtené po tom, ako ukryli dva druhy jedál do dvoch rôznych ohrád (Clayton and Dickinson, 1999). Tieto pokusy demonštrujú, že sojky musia vedieť o aké jedlo sa jedná, aby tomu prispôbili svoje správanie a demonštrovali tak pamäť pre komponentu 'čo'. Takýto mnemonický proces nemôže byť vysvetlený na základe jednoduchej asociácie medzi typom jedla a lokalitou, kde ho ukryli (Clayton and Dickinson,

² Cvrčky boli preferovanejšie ako oriešky, ale menej preferované ako červíky. Červíky boli ešte jedlé po 4h intervale, ale už nie po 28h intervale. Cvrčky boli ešte jedlé po 28h intervale, ale nie po 100h intervale.

1999, Clayton et al., 2001b). Sojky tiež dokázali, že sú schopné flexibilne využiť poznatky z minulej udalosti pri riešení novej situácie (Clayton et al., 2001a, Clayton et al., 2001b). Ďalšiu prekážku, ktorú museli prekonať, bolo rozlíšiť, či sojky v pokuse s červíkmi a cvrčkami menili preferencie na základe spomínania alebo familiarity. Nechali preto sojky ukryť červíky resp. cvrčky, po 24 hodinách im dovolili ukryť druhý typ potravy, a o 4 hodiny nato boli testované. Sojky tak nemohli súdiť na základe familiarity a napriek tomu menili preferenciu podľa toho, ktorú potravu ukryli na začiatku. V ďalšej úlohe sojky ukryli červíky a oriešky na rôzne miesta rovnakej aparatury. Následne zistili, že červíky z inej aparatury sa rozložili rýchlejšie ako očakávali. Po navrátení k pôvodnej aparature sojky zmenili preferenciu na oriešky. Z tohto pokusu vyplýva, že sojky sú schopné aktualizovať vedomosti o rýchlosti kazivosti, integrovať tieto informácie so špecifickou epizódou ukrývania potravy a využiť túto vedomosť na zmenu preferencií pri hľadaní ukrytej potravy (Clayton et al., 2003c). Čo sa týka štruktúry, ak by sojky neintegrovali www do jednej spomienky ale využívali lineárny model www³, neboli by schopné rozlíšiť epizódy, pri ktorých ukrývali rovnaké jedlo, ale v iných lokalitách a v inom čase. To, že sojky takúto úlohu zvládli (Clayton et al., 2003c) slúži ako dôkaz integrovanej štruktúry epizodickej spomienky (Clayton et al., 2003a). Je nutné podotknúť, že v týchto pokusoch bola použitá aj kontrolná skupina vtákov, pri ktorej nikdy nedošlo k znehodnoteniu preferovanej potravy. Tým, že vtáky z tejto kontrolnej skupiny stále hľadali preferované jedlo bolo dokázané, že v pokusoch nehralo úlohu zabúdanie (Salwiczek et al., 2010). Súbor Claytonovej štúdií dnes slúži ako jeden z najprepracovanejších dôkazov episodic-like memory u vtákov, pretože napĺňa kritéria týkajúce sa obsahu, štruktúry aj flexibility epizodickej spomienky.

2.3.1.2 Straka obyčajná (*Pica pica*)

Straka podobne ako sojka patrí do čelade krkavcovitých, pre ktorých je charakteristické ukrývanie jedla do zásoby (de Kort and Clayton, 2006). Zinkivskay et al. 2009 vymysleli pokus, pri ktorom nechali straky ukryť červeno a modro zafarbené vaječné granule do arény s drevenými pilinami. Návrat po jedlo im umožnili buď v ten istý deň po 4 hodinách alebo nasledujúci deň po 28 hodinách. Ak sa vrátili v ten istý deň, ukryté granule jednej farby boli nahradené drevenými korálkami rovnakej veľkosti a farby, zatiaľčo na ďalší deň boli nahradené granule druhej farby. Po niekoľkých tréningoch sa straky toto pravidlo naučili. Pri teste boli granule aj korálky odstránené, aby sa straky nemohli riadiť olfaktorickými alebo vizuálnymi stopami. Straky hľadali v miestach, kde sa po danom intervale mali vyskytovať

³ Lineárny model WWW znamená, že informácia 'Kde' (Where) vyvolá informáciu 'Čo' (What) a tá vyvolá informáciu 'Kedy' (When). V takomto modeli neexistuje väzba medzi Kde a Kedy. V prípade, že by sojky ukryli rovnakú potravu v rôznych lokalitách a v rôznych časoch – lokalita by im vyvolala reprezentáciu jedla, to by im vyvolalo reprezentáciu oboch časov, ktoré by sa tak stali nediskriminovateľné. (Clayton et al. 2003a).

granule a nie korálky, čím dokázali, že majú *www*-pamäť (vedia kde a kedy ukryli modré a červené granule) (Zinkivskay et al., 2009). Výhoda tohto pokusu spočíva v tom, že bol použitý len jeden druh jedla, čím vylúčili vplyv individuálnych rozdielov v potravinovej preferencií. Ďalšou výhodou je, že straky neboli limitované v lokalitách kde mohli ukryť potravu. Tým sa priblížili k prirodzenému stavu, kde priestorová dimenzia *www* je veľká a súvislá.

2.3.1.3 Sýkorka čiernohlavá (*Poecile atricapillus*)

Feeney et al. 2009 sa pokúsil zistiť, či sa episodic-like memory vyskytuje výhradne v čeľadi krkavcovitých alebo sa vyskytuje aj u iných vtákov ukrývajúcich potravu. Pre tento účel si vybral ako model sýkorku. Experimentátori ukryli do dier v drevenej podložke buď slnečnice, červíky alebo ich nechali prázdne. V inšpekčnej fáze nechali sýkorky hľadať jedlo v podložke. Testovanie prebehlo po 3 alebo 123 hodinách po inšpekcií. Podľa predpokladov by sa sýkorky mali naučiť, že červíky sú jedlé po krátkom, ale nie po dlhom intervale. Pri oboch testoch však hľadali v miestach, kde pri inšpekcií našli červíky. Autori konštatovali, že daná aparátúra je pre sýkorky neprirodzená, a preto vytvorili novú aparátúru zo štyroch stromov s dierkami. Pokus zopakovali s použitím 4 a 28 hodinových retenčných intervalov. V tomto teste už sýkorky signifikantne viac preferovali červíky po krátkom intervale. Tento pokus demonštruje *www*-pamäť u sýkoriek a tiež to, že je dôležité naplánovať pokus tak, aby bol ekologicky adekvátny pre daný druh. Podobne ako v pokuse so strakami však nevieme posúdiť povahu časovej komponenty (či sa jednalo o 'kedy' alebo 'ako dávno'), ani nakoľko je *www*-spomienka integrovaná a flexibilne použiteľná (Feeney et al., 2009).

2.3.1.4 Holub domáci (*Columba livia f. domestica*)

Holuby sú populárnymi modelmi v psychológii, pretože sa jednoducho naučia d'obať do dotykovej obrazovky, aby dostali odmenu (Salwiczek et al., 2010). Nasledujúca štúdia demonštruje úplne nový prístup k štúdiu epizodickej pamäti u zvierat. Zentall et al. 2001 argumentovali, že pri väčšine štúdií mohlo zviera po tréningu očakávať test a naučiť sa, čo si má zapamätať. Preto vyvinuli metódu tzv. neočakávanej otázky. V prvej fáze boli holuby naučené d'obnúť do červeného symbolu ak predtým d'obali do obrazovky a do zeleného symbolu ak ned'obali. Symboly sa zobrazovali na obrazovke. V druhej fáze ich naučili, že d'obnutie žltého symbolu prináša odmenu a d'obnutie modrého nie, preto doňho ned'obali. Pri teste bol najprv predložený buď žltý alebo modrý symbol a následne súčasne aj červený aj zelený symbol. Inými slovami, holuby boli podmienení buď d'obnúť alebo ned'obnúť a následne sa ich opýtali otázku, či práve d'obli do obrazovky. Holuby od začiatku testovania odpovedali signifikantne správne, čo svedčí o tom, že sa nenaučili správne odpovede počas testovania (Zentall et al., 2001). V tejto štúdií existuje možnosť, že holuby vedeli, či práve

d'obali na základe dodatočného motorického pôsobenia svalov a polohy hlavy. Preto Singer a Zentall 2007 predviedli pokus, v ktorom najprv naučili holuby d'obnúť doprava alebo doľava, potom do stredu⁴ a následne sa ich spýtali otázku do ktorej strany práve d'obli. Holuby odpovedali signifikantne správne (Singer and Zentall, 2007). Zentall usudzuje, že metóda nečakanej otázky je jedna z alternatív ako dokázať episodické pamäte u zvierat, pretože táto metóda odlišuje sémantické spomienky a podmienené rozhodovanie od epizodickej pamäte (Zentall, 2005, Zentall et al., 2008).

V ďalšej štúdií Skov-Rackette et al. 2006 demonštrovali www-pamäť u holubov tiež pomocou dotykovej obrazovky. Najprv bola holubom prezentovaná obrazovka s jedným z dvoch symbolov v určitej pozícii, nasledoval krátky alebo dlhý interval, a potom vždy jedna z troch obrazoviek, pričom každá obrazovka reprezentovala jednu komponentu www. Pri obrazovke 'čo' mali vybrať z dvoch symbolov ten, ktorý bol na úvodnej obrazovke. Pri obrazovke 'kde' mali vybrať z dvoch pozícií tú, na ktorej bol symbol z úvodnej obrazovky. Pri obrazovke 'kedy' mali vybrať jednu z dvoch vizuálnych reprezentácií retenčného intervalu. Pri testovaní bola holubom prezentovaná vzorová obrazovka a následne jedna z troch testovacích obrazoviek, pričom všetky tri testovacie obrazovky boli pravidelne použité v sérii testov. Ukázalo sa, že holuby dokázali správne odpovedať (úspešnosť až 80%) na všetky tri druhy testovacích obrazoviek, čím demonštrovali, že si dokážu zapamätať www aspekty minulej udalosti (Skov-Rackette et al., 2006).

2.3.2 HLODAVCE

2.3.2.1 Potkan (*Rattus Norvegicus*)

Potkan je jedným z najpoužívanejších modelových organizmov. Množstvo autorov sa práve preto snaží vyvinúť model epizodickej pamäte u zvierat, ktorý by mal obrovský potenciál vo výskume neuroanatómie a neurofyziológie pamäte. Babb a Crystal navrhli peknú sériu úloh, v ktorej podľa vzoru Clayton et al. 1989 splnili behaviorálne kritéria pre www-pamäť (Babb and Crystal, 2005, 2006a,b). Potkany získali prístup do 8-ramenného radiálneho bludiska, kde v dvoch ramenách našli preferovanú hroznovú a malinovú granulu, v iných dvoch ramenách menej preferované klasické granule, a zvyšné štyri ramená boli zatvorené. Po tejto študijnej fáze nasledoval krátky 1 alebo dlhý 6 hodinový retenčný interval. Po krátkom intervale poskytovali chodby, ktoré boli predtým zatvorené, klasické granule a zvyšné chodby boli prázdne. Po dlhom intervale poskytovali predtým zatvorené chodby klasické granule, no okrem toho boli doplnené hroznové a malinové granule na ich pôvodné miesta. Potkany sa naučili signifikantne viac navštevovať pozície, kde v študijnej fáze našli hroznové a malinové granule, pri dlhšom intervale (Babb and Crystal, 2006a, b). Obe ramená navštevovali

⁴ d'obnutím do stredu holuby stratili možnosť súdiť do ktorej strany d'obli podľa polohy hlavy.

s rovnakou pravdepodobnosťou, preto nebolo jasné, či dokážu rozlišovať medzi malinovou a hroznovou pozíciou. Pri ďalšom teste po štúdijskej fáze nechali potkana dosýta sa prejesť jedným typom potravy. Po dlhom intervale viac navštevoval pozíciu s ovocnou granulou, ktorou nebol presýtený. K rovnakým výsledkom došli pokusom, pri ktorom namiesto presýtenia pichli potkanovi injekciu s LiCl po tom, ako zožral jeden typ ovocnej granule. Pri testovaní preto začal preferovať druhú ovocnú granulu. Tieto pokusy demonštrujú, že potkany si detailne pamätajú komponentu 'čo' minulej udalosti a dokážu flexibilne prispôbovať ich návštevy do jednotlivých ramien na základe novej informácie o súčasnej žiadostivosti konkrétneho druhu jedla (Babb and Crystal, 2006a,b). Otázkou však ostáva akým mechanizmom kódujú časovú komponentu (kedy vs. ako dávno). Možnosť, že by sa potkan riadil časom dňa vylúčili (Babb and Crystal, 2006a).

Roberts et al. 2008 navrhol pokus v 8-ramennom radiálnom bludisku, ktorý si dal za úlohu zistiť, či potkany využívajú pri www-pamäti informáciu 'kedy' sa udalosť stala alebo 'ako dávno' sa udalosť stala. Potkanov rozdelil do troch skupín, pričom jednotlivé skupiny mohli vyriešiť úlohu pomocou stôp: a) 'kedy', b) 'ako dávno', c) 'kedy' aj 'ako dávno'. Priebeh experimentu bol nasledovný – potkanovi bolo umožnené v štúdijskej fáze preskúmať štyri otvorené ramená bludiska, pričom v troch boli granule a v jednom preferovaný syr. Pri testovacej fáze obsahovali štyri ramená (ktoré boli predtým zatvorené) granule, a do syrovej lokality bol v rôznych testoch buď doplnený syr alebo rameno ostalo prázdne. Potkany boli testované v štyroch rôznych situáciách, podľa času štúdijskej a testovacej fázy a podľa dĺžky retenčného intervalu.⁵ Skupina 'kedy' bola naučená, že syr bude doplnený v prípade, že štúdijská fáza bude o 9:00, a nebude doplnený, ak štúdijská fáza bude o 12:30, nezávisle od retenčného intervalu. Na to, aby dokázali preferenčne nájsť doplnený syr, museli by sa riadiť tým, kedy bola štúdijská fáza. Potkanov zo skupiny 'ako dávno' naučili, že syr bude doplnený len v prípadoch, kedy je retenčný interval 30 minút a nie 4 hodiny. Aby dokázali preferenčne nájsť doplnený syr, museli by sa riadiť tým, ako dávno bola štúdijská fáza. Posledná skupina 'kedy aj ako dávno' bola testovaná len v dvoch situáciách, pričom potkanov naučili, že syr bude doplnený, ak bude štúdijská fáza o 9:00 a bude nasledovať dlhý retenčný interval. V druhej situácii so štúdijskou fázou o 12:30 a krátkym retenčným intervalom nebude doplnený syr. Táto skupina sa mohla teda rozhodovať na základe toho, kedy aj ako dávno bola štúdijská fáza. Ukázalo sa, že iba potkany zo skupiny 'ako dávno' dokázali správne prispôbiť svoje návštevy do jednotlivých ramien podľa toho, či očakávali prítomnosť syra. Tieto výsledky navrhujú, že episodické-like memory u potkanov je kvalitatívne odlišná od ľudskej epizodickej pamäte. Ľudia dokážu vymedziť časovú štruktúru kedy sa udalosť

⁵ Tieto štyri možnosti boli: Čas štúdijskej fázy – Čas testovacej fázy: a) 9:00-9:30, b) 9:00-13:00, c) 12:30-13:00, d) 12:30-16:30.

odohrala, zatiaľčo u potkanov sa zdá, že dokážu určiť len koľko času uplynulo od danej udalosti (Roberts et al., 2008).

Zhou, Crystal reagovali na toto tvrdenie štúdiou, kde zisťovali, či si potkan pamätá čas dňa, kedy sa udalosť odohrala (Zhou and Crystal, 2009). Metodicky bola táto štúdia veľmi podobná ako v experimente Roberts et al. 2008 – v študijnej fáze potkany zistili, kde v 8-ramennom bludisku sa nachádzajú granule a preferovaná čokoláda, pričom v rôznych testovacích fázach buď doplnili alebo nedoplnili čokoládu. Štúdia pozostávala zo štyroch experimentov. V prvom experimente boli potkany testované ráno (7:00) a popoludní (13:00), pričom v oboch prípadoch bol retenčný interval medzi študijnou a testovacou fázou 2 minúty. Potkany dokázali preferenčne hľadať v čokoládovej lokalite, podľa toho, v ktorom z týchto dvoch prípadoch bola čokoláda doplnená. Keďže retenčný interval bol rovnaký v oboch prípadoch, potkany sa museli riadiť časom dňa, kedy sa udalosť odohrala (ráno alebo popoludní). V druhom experimente chceli zistiť, či sa potkan neriadil meraním intervalu odkedy nastúpilo svetlo. Autori preto posunuli začiatok svetelnej fázy o 6 hodín dozadu. Prvý test sa tak odohral v rovnakom čase (7:00), ale namiesto 1 hodiny, až 7 hodín po nástupe svetla, čo odpovedá situácií druhého testovania v prvom experimente. Táto zmena nespôsobila rozdiel v rozhodovaní potkanov, čo znamená, že potkany sa riadili vnútornými cirkadiálnymi hodinami a nerozhodovali sa na základe času, ktorý ubehol od nástupu svetla. V treťom experimente zmenili retenčný interval z 2 minút na 7 hodín. Vznikli tak dva nové časy testovania (14:00 a 20:00), a zároveň došlo k prekriženiu prvej testovacej a druhej študijnej fázy. Ukázalo sa, že potkany sa správali pri týchto testoch rovnako ako v prvom experimente. Z toho vyplýva, že sa neriadili časom pri testovaní, ale že ich rozhodnutia boli založené na spomienke 'kedy' sa odohrala minulé udalosť = študijná fáza. V poslednom experimente využili autori fakt, že v predošlom experimente došlo k prekriženiu prvej testovacej fázy (14:00) a druhej študijnej fázy (13:00). V tomto experimente podstúpili potkany len jeden test, v ktorom bola študijná fáza o 13:00 a testovacia fáza o 14:00. Ak by sa potkany riadili časom študijnej fázy, mali by sa chovať podobne ako v druhej testovacej fáze (20:00) tretieho experimentu, zatiaľčo ak by sa riadili časom pri testovacej fáze, mali by sa chovať podobne ako v prvej testovacej fáze (14:00) tretieho experimentu. Ak by sa potkany riadili časom testovacej fázy, nešlo by o episodic-like memory, pretože potkany by v tom prípade nemuseli spomínať na minulé udalosť (študijnú fázu). Ukázalo sa, že potkany sa pri riešení úlohy riadili časom študijnej fázy. Tieto výsledky negujú Robertsove tvrdenie, že potkany sa riadia množstvom času, ktorý od udalosti ubehol (Roberts, 2002) a dokazujú, že potkany si dokážu pamätať komponentu 'kedy' sa udalosť odohrala podobne ako v ľudskej epizodickej pamäti (Zhou and Crystal, 2009).

Ďalšiu otázku, ktorú bolo nutné vyriešiť, bolo zistiť, či sú jednotlivé komponenty www-pamäte u potkanov integrované do jedného celku. Iordanova et al. 2008 skúmali schopnosť potkanov tvoriť integrované spomienky z udalosti, keď im bol sluchový stimul (X alebo Y) prezentovaný v určitom kontexte (A alebo B) a v určitom čase (ráno alebo popoludní). Potkany boli vystavení ranným situáciám, kedy stimul X bol v kontexte A a stimul Y v kontexte B, a popoludňajšie situácie s X v kontexte B a Y v kontexte A. Na poludnie dostávali potkany elektrošoky, ktoré boli spárované so stimulom X. Následne merali potkanom ich strach v kontexte A a B, ráno aj popoludní. Ráno potkany vykazovali väčší strach v A než v B, pričom popoludní to bolo naopak. Tieto výsledky indikujú, že potkany tvoria integrované spomienky na to, kde a kedy bol ktorý sluchový stimul prezentovaný (Iordanova et al., 2008).

Fortin et al. 2002 zvolili odlišný prístup a ako časovú komponentu považovali poradie udalostí. Potkanom bolo postupne predložených päť náhodne vybraných vôní v sekvencii. Pri testovaní dostal potkan k dispozícii dve z týchto vôní a mal určiť, ktorá z nich sa vyskytovala v predloženej sekvencii skôr. Zdravé potkany odpovedali signifikantne správne, avšak skupina s léziou hipokampu vyberala z týchto dvoch vôní náhodne. Druhá časť pokusu spočívala v tom, že potkanom predložili dve vône, jednu novú a jednu známu, ktorá sa vyskytovala v predošlej sekvencii. Potkany z nich mali vybrať tú novú. Tento pokus zvládli zdravé potkany, aj skupina s hipokampálnymi léziami. Tieto výsledky indikujú, že hipokampus nie je nevyhnutný pri rozpoznávaní objektov, ktoré sú súčasťou série udalostí, je však esenciálny pri pamätaní si ich poradia v danej sérii udalostí. To potvrdzuje hypotézu, že hipokampálne siete sprostredkujú asociácie medzi poradím udalostí, ktoré vytvárajú elementy epizodickej pamäte (Fortin et al., 2002, Fortin et al., 2004).

Podobný pokus, ktorý zisťoval schopnosť potkanov pamätať si poradie vôní naplánovali Ergorul a Eichenbaum 2004. Potkanom bola postupne prezentovaná séria štyroch vôní na rôznych miestach otvorenej arény. Nasledovali tri druhy testov – standard test, odor test a spatial test. Pri standard teste boli potkanom predložené dve vône v pôvodných pozíciách. Potkany úspešne využili kombináciu priestorových a olfaktorických stôp na určenie, ktorá z vôní bola v sekvencii skôr. Pri odor teste boli dve vône uložené vedľa seba na nových pozíciách (čím potkan stratil priestorové stopy), napriek tomu potkany odpovedali signifikantne správne. Pri spatial teste (eliminované olfaktorické stopy) však potkany odpovedali náhodne. Autori tvrdia, že potkany najprv smerovali správne, ale zmiatla ich neprítomnosť vôní, ktoré ich mali utvrdiť v správnej voľbe. Nasledovala druhá časť pokusu, v ktorej použili H-potkany s obojstrannou léziou hipokampu. Tieto H-potkany nezvládli standard ani spatial test. Pri odor teste síce odpovedali správne, ale robili tak pravdepodobne na základe relatívnej familiarity, ktorá je nezávislá na hipokampe. Dôležité však je, že H-

potkany nedokázali využiť kombináciu priestorových a olfaktorických stôp na vyriešenie standard testu. Táto práca ukazuje, že potkany sú schopné integrovať www určitej epizódy a hipokampus je pre túto schopnosť zásadný (Ergorul and Eichenbaum, 2004).

Je známe, že človek si pri epizodickom spomínaní vôbec nemusí pamätať, kedy sa udalosť odohrala (Friedman, 1993). Preto, je neadekvátne túto informáciu požadovať po zvieratách. Eacott a Norman 2004 prichádzajú s alternatívnym prístupom, v ktorom odstránili komponentu 'kedy' z www-modelu a nahradili ju komponentou 'ktorá udalosť' (what-where-which). Argumentujú, že funkciou tejto komponenty je vymedzovať a rozlišovať medzi jednotlivými epizódami. Preto, vytvorili všeobecnejšiu komponentu 'which', ktorá zahŕňa jednak časovú charakteristiku, a po novom aj kontextuálnu charakteristiku (Eacott and Norman, 2004, Eacott et al., 2005, Eacott and Easton, 2007a, b, 2010). Človek môže rozpoznať určitú udalosť napr. na základe takýchto tvrdení : „stalo sa to v robote“, „stale sa to keď som mal zlomenú nohu“, poprípade ich kombináciami: „stalo sa to, keď som bol v robote so zlomenou nohou“.

Eacott a Norman 2004 navrhli úlohu, ktorá by demonštrovala what-where-which model u potkanov. Úloha bola založená na spontánnom rozlišovaní predmetov a využívala prirodzenú schopnosť potkanov exporovať nové objekty. Potkanom boli najprv v dvoch udalostiach prezentované dva predmety v konkrétnej lokalite a kontexte. Pri testovaní boli potkanom predložené tieto dva familiárne objekty, pričom jeden z nich nebol predtým prezentovaný v takejto lokalite a kontexte. Potkany preferenčne expolorovali predmet, ktorý sa objavil v novej konfigurácii lokality a kontextu, čím dokázali, že disponujú integrovanou spomienkou pre triádu – čo-kde-kontext. Podobne ako v ľudskej epizodickej pamäti, bola aj táto schopnosť narušená u potkanov s poškodeným hipokampálnym systémom (lézia fornixu). Autori tvrdia, že táto úloha by mohla slúžiť ako jednoduchý a efektívny model episodic-like memory u potkana (Eacott and Norman, 2004). Ostáva však jedna zásadná námietka, že potkany sa do istej miery mohli rozhodovať na základe relatívnej familiarity. Preto Eacott et al. 2005 úlohu modifikovali do takej formy, aby túto námietku vylúčili. Na tento účel použili bludisko v tvare E, ktoré sa vyskytovalo v dvoch kontextoch⁶ a dva rôzne predmety. Potkanov naučili, že predmety sa vyskytujú vpravo alebo vľavo od stredného ramena a že v oboch kontextoch sú navzájom prehodené. Potkana nechali istú dobu habitovať sa s jedným z predmetov a potom ho vložili do E-bludiska. Potkan zabočil do tej chodby, kde podľa daného kontextu očakával druhý nehabitovaný predmet aj v prípadoch, že predmety neboli v dohľade, poprípade boli úplne odstránené. Tým potkan demonštroval pamäť pre čo, kde a kontext. Keďže predmety neboli pri testovaní v dohľade, potkan musel využívať pamäť na to, aby našiel nehabitovaný predmet a nemohol tak súdiť na základe familiarity. Táto úloha tiež

⁶ E-bludisko bolo buď čierne a hladké alebo pokryté drôteným pletivom

demonštruje flexibilitu pamäte, pretože potkan bol habitovaný na určitý predmet po tom, čo sa naučil, v ktorom kontexte a kde sa ktorý objekt nachádza, a túto informáciu využil na nájdenie nehabitovaného predmetu (Eacott et al., 2005).

2.3.2.2 Myš domáca (*Mus musculus*)

Dere et al. 2006 argumentujú, podobne ako Zentall et al. 2001, že zvierá by nemalo byť vopred trébované a úloha by mala byť neočakávaná. Z tohto dôvodu sa rozhodli použiť metódu spontánneho rozpoznania objektov na základe www-pamäte. Využili na to prirodzenú vlastnosť myši a potkanov preferovať nové objekty. V prvom pokuse ukázali, že myši, ktoré boli oboznámené so sekvenciou štyroch objektov v konkrétnom kontexte vykazovali po predložení všetkých objektov v danom kontexte inverzný vzor explorácie. Najviac času trávili pri objekte, ktorý bol v sekvencii prvý (Dere et al., 2004). Myši sa takto mohli zachovať na základe relatívnej familiarity. Na to, aby dokázali www-pamäť u myši, vymysleli sofistikovanejšiu úlohu (Dere et al., 2005a). Myši umiestnili do otvorenej arény obsahujúcej štyri rovnaké objekty (A) v rôznych lokalitách a nechali ich skúmať 10 minút. Po 50 minútovej pauze to zopakovali, ale s použitím nových identických objektov (B). Po ďalších 50 minútach boli myši testované. V teste boli myši umiestnené do otvorenej arény obsahujúcej dva objekty A z prvej udalosti (staršie) a dva objekty B z druhej udalosti (novšie). Novšie objekty a jeden starší objekt boli na rovnakých pozíciách, zatiaľčo druhý starší objekt bol premiestnený. Ukázalo sa, že myši trávili relatívne viac času explorovaním starších objektov ako novších, čím demonštrovali pamäť pre 'čo' a 'kedy'. Zároveň viac expolorovali premiestnený starší objekt než stacionárny, čo odzrkadľuje pamäť pre 'čo' a 'kde'. Výsledky teda ukazujú, že myši sú schopné naučiť sa www informácie minulej udalosti (Dere et al., 2005a, Dere et al., 2005b). Otázkou ostáva, či je štruktúra spomienky integrovaná alebo sú jednotlivé komponenty nezávislé. V ďalšej štúdií, tentokrát na potkanoch, použili podobný design experimentu s tým rozdielom, že pri teste bol premiestnený jeden starý objekt aj jeden nový objekt. Zaujímavým výsledkom bolo, že potkany preferovali premiestnený novší objekt pred stacionárnym, ale stacionárny starší objekt pred premiestneným. Autori tvrdia, že došlo k interakcií medzi komponentami 'kedy' a 'kde' a táto interakcia slúži ako dôkaz integrovanej povahy www (Kart-Teke et al., 2006). Táto štúdia prekonala množstvo námietok a demonštrovala tak schopnosť podobnú epizodickej pamäti človeka – a) zvieratá sa nemohli naučiť pravidlá experimentu a neočakávali testovanie, b) je pravdepodobné, že potkany integrovali www komponenty, c) použitím 50 minútového intervalu je možné vylúčiť využitie krátkodobej pamäte, d) zvieratá boli vystavené unikátnej minulej udalosti jednorázovo bez predošlého tréningu (Dere et al., 2006).

S ďalším alternatívnym modelom episodic-like memory u zvierat prichádza v nedávnej dobe Fouquet et al. 2010. Jednalo sa o aquatickú úlohu priestorovej orientácie v hviezdicovom bludisku, ktorú nazvali SEN – sequential egocentric navigation. Myši sa najprv naučili, v ktorom z piatich ramien je štart a cieľ, pričom od cieľa ich delili tri križovatky. Pri hľadaní cieľa sa myši mohli riadiť buď alocentricky alebo si zapamätali poradie odbočení na križovatkách = SEN. To, ktorú stratégiu zvolili bolo možné zistiť až pri testovaní, kedy bola zmenená cieľová lokalita. Ukázalo sa, že myši používali približne v rovnakom pomere SEN aj alocentrickú navigáciu, pričom tieto stratégie dokázali meniť. Autori tvrdia, že SEN demonštruje pekný model episodic-like memory, pretože myš si pamätala čo (zabočiť doľava/doprava) má kde (na 3 križovatkách) a kedy (v správnom poradí) urobiť. Výhodou tohto modelu je, že : a) je aplikovateľný na človeka, pričom človek v tomto teste dosahoval rovnaké výsledky ako myš, b) je závislý na hipokampe (Fouquet et al., 2010), c) zahŕňa flexibilné vyťahovanie informácií – myš môže striedať stratégie a neskôr sa vrátiť k SEN stratégií, d) familiarita nemôže ovládať rozhodnutia, pretože všetky križovatky vyzerajú presne rovnako, e) s priestorovou orientáciou sa stretáva každý živočích. Autori tvrdia, že tento model by sa v dohľadnej dobe dal využiť u ľudí na diagnostikovanie Alzheimerovej choroby (Fouquet et al., 2010).

2.3.2.3 Hraboš pensylvánský (*Microtus pennsylvanicus*)

V ďalšej štúdií sa autori rozhodli použiť hraboša ako modelový organizmus (Ferkin et al., 2008). Tento druh je polygýnnny, to znamená, že samec sa pári s viacerými samicami naraz. Práve tento fakt sa rozhodli využiť v experimente. Hraboš dostal na začiatku možnosť preskúmať aparáturu s dvoma komorami. V jednej komore sa nachádzala tehotná samica tesne pred pôrodom a v druhej komore bola samica, ktorá nebola ani tehotná ani nelaktovala. Po 24 hodinách bol hraboš vrátený do aparátury, tentokrát bez samíc, a pozorovali ktorú komoru preskúma ako prvú. Hraboš signifikantne nad mieru náhody prehládaval komoru, kde sa predtým nachádzala tehotná samica. Vysvetlenie spočíva v tom, že samica, ktorá bola tesne pred pôrodom sa po 24 hodinách dostane do tzv. postpartum estrus, čo pre samca znamená zvýšenú sexuálnu receptivitu samice. V ďalšom experimente použili samicu v postpartum estrus a negravidnú nelaktujúcu samicu. Pri teste hraboš nevykazoval žiadnu preferenciu, pretože neočakával, že niektorá zo samíc bude sexuálne receptívna. Hraboš teda splňuje podmienky pre www-pamäť. Pamätal si čo (samica v určitom sexuálnom stave), kde (v ktorej komore) a kedy (poznal, že interval je dostačujúci na zmenu sexuálnej receptivity) (Ferkin et al., 2008).

2.3.3 PRIMÁTY

Keďže primáty sú našimi najbližšími príbuznými, očakávame, že práve oni s nami budú zdieľať niektoré kognitívne schopnosti. Zaujímavé je, že výskum epizodickej pamäte nezačal u primátov, ale u vtákov. Je prekvapujúce, že u primátov je, v porovnaní s vtákmi alebo hlodavcami, relatívne málo štúdií, ktoré by sa venovali epizodickej pamäti. V tejto sekcii uvediem základný súbor štúdií, ktoré si vybrali za modelové organizmy primáty.

2.3.3.1 Opice

2.3.3.1.1 Makak rhesus (*Macaca mulatta*)

Prvá štúdia, ktorá sa snažila podľa vzoru Clayton, Dickinson 1998 demonštrovať www-pamäť u makakov bola neúspešná (Hampton et al., 2005). Jednalo sa o jednoduchý pokus, v ktorom boli vo veľkej miestnosti pripravené tri lokality – jedna lokalita obsahovala preferované jedlo, druhá menej preferované jedlo a tretia ostala prázdna. Makakovia najprv podstúpili študijnú fázu, v ktorej sa naučili kde sa vyskytuje ktoré jedlo. Po 1 a 25 hodinách boli opäť vrátené do miestnosti a dostali možnosť hľadať jedlo. Predtým však boli naučené, že preferované jedlo bude po 25 hodinách degradované. Napriek tomu, makakovia pri 25 hodinovom intervale nezmenili preferenciu na menej preferované jedlo. Demonštrovali teda pamäť pre ‘čo’ a ‘kde’, ale nie ‘kedy’. Autori tvrdia, že to bolo spôsobené zlým experimentálnym dizajnom. Jednak mohlo dôjsť k tomu, že: a) makakovia sa kvôli nedostatočnému tréningu nenaučili, že potrava sa po dlhom intervale znehodnotí, b) makakovia v tejto štúdií podstúpili (na rozdiel od Clayton, Dickinson 1998) testovanie po krátkom aj po dlhom intervale. Rovnaké pozície jedla pri študijnej fáze a po krátkom intervale mohli interferovať so schopnosťou makakov naučiť sa vyhýbať lokalite s preferovaným jedlom po dlhom intervale (Hampton et al., 2005).

To, že v jednej štúdií nebola preukázaná www-pamäť u makakov ešte neznamená, že ju nemajú. Hoffman et al. 2009 sa rozhodli použiť inú metodiku, ktorou sa im podarilo dokázať, že makakovia si pamätajú čo, kde a kedy. Použili počítačovú úlohu analogických štúdií Skov-Rackette et al., 2006, no namiesto holubov použili makakov. Základ tvorili tri delayed match-to-sample⁷ úlohy: a) identifikačná – makak musel z dvoch možností určiť ten objekt, ktorý mu bol na monitore prezentovaný, b) priestorová – makak musel z dvoch možností vybrať pozíciu, na ktorej sa prezentovaný predmet vyskytoval, c) časová – makak musel z dvoch abstraktných symbolov vybrať ten, ktorý symbolizoval použitý retenčný interval (1s a 10s predstavovali rôzne symboly). Makakovia dokázali po dlhom alebo krátkom intervale po stimule (určitý objekt v určitej pozícii) signifikantne správne odpovedať na všetky tri úlohy,

⁷ delayed match-to-sample úloha predstavuje úlohu, v ktorej je živočíchovi prezentovaný určitý stimul a na základe tohto stimulu musí po retenčnom intervale správne vybrať jednu z ponúkaných možností.

čím demonštrovali to, že si pamätajú čo, kde aj kedy (Hoffman et al., 2009). Táto úloha tiež demonštruje, že úlohu, ktorú vyvinul Skov-Rackette et al., 2006 je možné použiť aj na iné živočíšne druhy. Nevýhodou je, že v tejto štúdií mohli makakovia využiť krátkodobú pamäť, a tým pádom nie je možné usúdiť, či sa jedná o episodic-like memory. Epizodická spomienka musí byť súčasťou dlhodobej pamäte (Tulving, 1993a,b).

2.3.3.2 Ľudoopy

V úvode spomeniem štúdiu, ktorá sa venuje trom druhom Ľudoopov – sedem šimpanzov, traja orangutany a dvaja bonobovia (Martin-Ordas et al., 2010). Jednalo sa o jednoduchú úlohu analogickú štúdiu Clayton, Dickinson 1998. Ľudoopom boli v študijnej fáze prezentované tri kontajnery – do jedného vložili preferovaný zmrznutý džús, do druhého menej preferovaný banán alebo hrozno, a tretí kontajner ostal prázdny. Ľudoopy dostali ku kontajnerom prístup po 5 minútach alebo po 1 hodine. Po krátkom retenčnom intervale si Ľudoopy vybrali kontajner, kde bol ukrytý zmrznutý džús. Pri dlhom intervale však zvolili kontajner s banánom alebo hroznom, pretože si vyvodili záver, že džús bude po takom dlhom intervale roztopený. Demonštrovali tak pamäť pre čo (zmrznutý džús alebo banán/hrozno), kde (ktorý z troch kontajnerov) a kedy (pred 5 minútami alebo 1 hodine). V druhej časti experimentu použili dve aparatúry, pričom každá z nich obsahovala tri kontajnery podobne ako v prvej časti. Rozdiel bol v tom, že druhá aparatúra bola naplnená 1 hodinu po prvej. Ľudoop dostal prístup k aparatúram 5 minút po naplnení druhej aparatúry. Ľudoopy v tomto experimente nemohli využiť relatívnu familiaritu, pretože celý čas mali výhľad na obe aparatúry a boli im teda rovnako familiárne. Napriek tomu, Ľudoopy pri aparatúre naplnenej pred 65 minútami volili hrozno, a pri aparatúre naplnenej pred 5 minútami volili zmrznutý džús. Autori tvrdia, že sa muselo jednať o integrovanú www spomienku, pretože, ak by nebola integrovaná, Ľudoopy by nedokázali rozlišovať medzi týmito dvoma udalosťami, ktoré zdieľajú rovnaké ‘čo’ a ‘kde’ komponenty (Martin-Ordas et al., 2010). Táto štúdia teda demonštruje integrovanú www-pamäť u Ľudoopov s vylúčením použitia relatívnej familiarity. Ďalšie štúdie sa venujú len jednému druhu Ľudoopov, preto budú v práci taxonomicky rozdelené:

2.3.3.2.1 Orangutan sumatérsky (*Pongo pygmaeus abelii*)

Jediná úloha, ktorá demonštruje www-pamäť u orangutanov je vyššie zmienená štúdia Martin-Ordas et al. 2010. Existuje množstvo štúdií robených na Ľudoopoch, ktoré sa nesnažia naplniť Claytonovej www-model. Nemôžeme ich teda uznať ako dôkazy episodic-like memory, pretože väčšinou nie sú kompletne v tom zmysle, že dokazujú len dve z troch komponent www-modelu. Jedna z takýchto štúdií skúmala, či je orangutan schopný

zapamätať si kde je v areáli ukryté jedlo (MacDonald and Agnes, 1999). Orangutan si pamätal kde je jedlo ukryté, a dokonca preferoval lokality kde ho bolo najviac. Demonštroval tak pamäť pre ‘kde’, prípadne ‘čo’ (aké množstvo jedla), chýba však komponenta ‘kedy’.

2.3.3.2.2 Bonobo (*Pan paniscus*)

U bonobov neexistuje úloha, ktorá by dokazovala episodic-like memory. Podobne ako pri orangutanoch uvediem štúdiu, pri ktorej bonobo demonštruje pamäť pre dve z troch komponent www. Jedná sa o nepublikovanú štúdiu, ktorú autor Savage-Rumbaugh osobne popísal Schwartzovi a Evansovi, a tí ju uverejnili vo svojom review (Schwartz and Evans, 2001). Pri štúdiu bola použitá samica bonoba Panbanisha, ktorá bola naučená komunikovať prostredníctvom klávesnice. Panbanisha spontánne prikázala určitému experimentátorovi, aby odniesol určitý objekt na určitú lokalitu. Na druhý deň, sa iný experimentátor opýtal Panbanishi, kto odniesol aký objekt na danú lokalitu. Panbanisha vybrala správneho experimentátora zo súboru fotografií a prostredníctvom klávesnice uviedla aký objekt odniesol. Táto štúdia demonštruje, že bonobo si dokáže pamätať ‘čo’ resp. ‘kto’ a ‘kde’ komponenty, no nezahŕňa komponentu ‘kedy’, takže nemôže slúžiť ako dôkaz episodic-like memory (Schwartz and Evans, 2001).

2.3.3.2.3 Šimpanz učennivý (*Pan troglodytes*)

Najkrajšia úloha demonštrujúca episodic-like memory u šimpanza je už spomenutá štúdia Martin-Ordas et al. 2010. Spomeniem však dve štúdie, ktoré sú z hľadiska www-modelu nekompletné, pretože v nich chýba komponenta ‘kedy’ (Tinklepaugh, 1932, Menzel, 1973). V oboch úlohách sa šimpanzy dokázali naučiť v ktorých lokalitách sa skrýva jedlo, pričom rozlišovali lokality s preferovaným a menej preferovaným jedlom. Dokázali si teda zapamätať komponenty ‘čo’ a ‘kde’. Pekný pokus predviedol Menzel 1999 so samicou šimpanza Panzee, ktorá bola naučená komunikovať prostredníctvom dotykovej lexikálnej klávesnice. Pokus prebiehal tak, že jeden z experimentátorov získal pozornosť Panzee a ukryl určitý druh potravy na určitú lokalitu. Panzee túto udalosť pozorovala, no nemala prístup k potrave. Bolo pozorované, že po tom ako bola Panzee vrátená do jej vnútornej ohrady sa snažila získať pozornosť iných ošetrovateľov, ktorým bola schopná pomocou lexikálnej klávesnice určiť ošetrovateľa a druh jedla, ktorý skryl. Rukou ukázala smerom na lokalitu, kde bolo jedlo ukryté. Takéto správanie vykazovala až 16 hodín po tom, čo bola navrátená do jej vnútornej ohrady. Menzel v tejto štúdiu pridal novú komponentu – ‘kto’. Tvrdí, že okrem ‘čo’, ‘kde’ a ‘kedy’ informácie je dôležité vedieť aj o sociálnych hráčoch prítomných v určitej minulej udalosti. Je otázne nakoľko Panzee v tejto úlohe mentálne spomínala na minulú epizódu, aby mohla ošetrovateľovi oznámiť kto kde ukryl akú potravu. Jeden z nedostatkov

tejto úlohy je, že nedemonštruje komponentu 'kedy'. Na druhej je však výhodou, že Panzee v tejto úlohe oznámila jednotlivé komponenty spomienky z vlastnej vôle, bez toho, aby do toho bola nútená. To je výhoda oproti rozpoznávacím úlohám, kde zvieru dostane na výber z niekoľkých možností, a pri výbere správnej možnosti môže rozhodovať prostredníctvom relatívnej familiarity (Menzel, 1999). Najnovšia štúdia, ktorá sa pokúsila demonštrovať episodic-like memory u šimpanzov dopadla neúspešne. Jednalo sa o úlohu analogickú úlohu Clayton, Dickinson 1998 s použitím www-modelu. Aparatúra pozostávala zo štyroch kontajnerov, z ktorých vždy dva boli naplnené jedlom. Použili tri druhy jedla – preferovanú jablčnú kašu a jogurt a menej preferovanú papriku, pričom pri testovaní použili vždy kombinácie jablková kaša/paprika a jogurt/paprika. Šimpanzy pozorovali ako je jedlo do kontajnerov naplnené, a po 15 minútach, 1 a 5 hodinách dostali možnosť prstom ukázať na kontajner, ktorého obsah chceli zjesť. Ešte pred testom boli šimpanzy naučené, že jablčná kaša po 1 hodine zmizne, jogurt zmizne po 5 hodinách a paprika je vždy prítomná. Ak predpokladáme, že šimpanzy majú episodic-like memory, očakávali by sme, že šimpanz si pri kombinácií jablčná kaša/paprika vyberie po 15 minútach jablčnú kašu, a po 1 a 5 hodinách papriku, pretože si mentálne vyvodí, že jablčná kaša po dlhšom intervale nebude prítomná. Analogicky by si pri kombinácií jogurt/paprika mal po 15 minútach a 1 hodine vybrať jogurt, zatiaľ čo po 5 hodinách papriku. Tieto očakávania sa však nenaplnili. Šimpanzy nedokázali po rôznych intervaloch meniť preferencie, a tým pádom nedemonštrovali www-pamäť (Dekleva et al., 2011). Autori tvrdia, že neúspech šimpanzov zapamätať si www informácie nebol daný tým, že by šimpanzy danú schopnosť nemali, ale skôr veľkou komplexitou úlohy. Ponúkajú niekoľko vysvetlení – šimpanzy mohli mať problém zapamätať si časy, v ktorých jednotlivé jedlo zmizlo a integrovať túto informáciu s komponentami 'čo' a 'kde'. Popríklad, tieto šimpanzy participovali predtým len v jednej behaviorálnej úlohe a preto je možné, že neboli naučené spolupracovať a venovať úlohe dostatok pozornosti (Dekleva et al., 2011).

2.3.3.2.4 Gorila západná nížinná (*Gorilla gorilla gorilla*)

Podobne ako pri šimpanzoch, aj pri gorilách sa najprv začala skúmať priestorová pamäť, to znamená pamäť pre komponentu 'where'. Dve podobné štúdie demonštrovali, že gorily si boli schopné až po 48 hodinách spomenúť na to, ktoré kontajnery obsahovali v študijnej fáze jedlo a ktoré nie (Macdonald, 1994, Gibeault and MacDonald, 2000). Jedným z kritérií pre episodic-like memory je, že spomienka musí vyvolať všetky tri integrované komponenty. Tým pádom nám tieto dve štúdie nehovoria nič o schopnosti epizodického spomínania u goríl (Schwartz and Evans, 2001). Schwartz et al. prezentovali iný prístup pri skúmaní epizodickej pamäti u zvierat. Predložili tri základné kritéria, ktoré musí zvieru spĺňať, aby mohlo byť schopné episodic-like memory. Po prvé, musia byť schopné zapamätať

si informácie na základe jedinej unikátnej udalosti. Po druhé, musia byť schopné udržať túto reprezentácia po takých retenčných intervaloch, ktoré je možné považovať za doménu dlhodobej pamäte. Po tretie, zvieracia musí demonštrovať, že získava spomienku z minulej udalosti a nie, že súdi na základe súčasného mentálneho stavu. Zvieracia pamäť teda musí byť palinskopická, to znamená, orientovaná do minulosti (Schwartz et al., 2005). Schwartz et al. predviedli štyri experimenty, ktorými sa pokúsili demonštrovať epizodickú pamäť u goríl. Pri prvej štúdií podal jeden z dvoch experimentátorov gorile menom King jedno z piatich jedál (Schwartz et al., 2002). King bol naučený asociovať určité karty s konkrétnym experimentátorom a druhom jedla. Po retenčnom intervale 7 minút alebo 24 hodín boli Kingovi prezentované dve karty reprezentujúce experimentátorov a päť kariet reprezentujúcich dané jedlá, z ktorých mal vybrať kartu asociovanú s experimentátorom a s druhom jedla, ktoré mu boli prezentované. King odpovedal signifikantne správne aj po krátkom aj po dlhom intervale. Tento pokus má však dva základné nedostatky. King bol opakovane trénovaný v podobných pokusoch, preto mohol očakávať test a naučiť sa zapamätať si potrebné informácie do sémantickej pamäte (Schwartz et al., 2005). Ďalším nedostatkom je, že sa jednalo o rozpoznávaciu úlohu, v ktorej mal King vybrať z ponúkaných kariet. To znamená, že sa mohlo jednať o súdenie na základe familiarity, a v tom prípade by nešlo o palinskopické spomienky. Autori však argumentujú, že počas 24 hodinového intervalu bol King kŕmený rôznymi jedlami, a preto mu mohli byť iné jedla familiárnejšie ako to, ktoré mal vybrať (Schwartz et al., 2002). Schwartz et al. 2004 previedli na Kingovi ďalší pokus, pri ktorom mu boli prezentované určité nové situácie – nové jedlo, noví ľudia, familiárni ľudia vykonávajúci nové aktivity ako napr. hranie sa s tenisovou raketou, alebo nové objekty, napr. gitara. Po retenčnom intervale od 5 do 15 minút boli Kingovi prezentované tri karty, pričom jedna z nich znázorňovala objekt resp. človeka, ktorý bol prezentovaný v predošlej situácii, a ďalšie dve karty znázorňovali úplne cudzie neznáme predmety resp. ľudí. King odpovedal štatisticky správne nad mieru náhody (Schwartz et al., 2004). V tejto štúdií sa jedná o kratší interval ako 24 hodín a preto nieje možné vylúčiť úsudok na základe familiarity. V oboch štúdiách však boli odpovede založené na základe minulej udalosti, čím spĺňajú kritérium palinskopickej pamäte (Schwartz et al., 2005). Ak by sme tieto experimenty hodnotili podľa kritérií Clayton a Dickinson 1998, boli by nedostačujúce, pretože demonštrujú pamäť len pre komponentu 'čo'. Preto Schwartz et al. 2005 vymysleli ďalšie dva experimenty, ktoré sa venovali komponentám 'kde' a 'kedy'. V jednom experimente podávali Kingovi tri rôzne jedlá v sekvencii. Jednotlivé podávania oddeľovali 5 minútové časové intervaly. Po dokončení sekvencie bolo Kingovi po dostatočne dlhom retenčnom intervale (5-23 minút) prezentovaných päť kariet, a jeho úlohou bolo vybrať tri jedlá a zoradiť ich v opačnom poradí ako boli prezentované. King v tejto úlohe vyberal karty signifikantne správne nad mieru

náhody (Schwartz et al., 2005). Autori tvrdia, že tým preukázal schopnosť pamätať si poradie minulých udalostí, čo by sa klasifikovalo ako časová komponenta episodic-like memory. Stále je však možné argumentovať tým, že istú úlohu tu hrala relatívna familiarita. V druhom experimente skúmali palinskopickú pamäť pre priestorovú komponentu 'kde'. Kingovi boli prezentované nové udalosti (napr. experimentátor sa hral s bubľou) na troch rôznych miestach v jeho ohrade. Po retenčnom intervale 4-17 minút sa experimentátor po anglicky spýtal Kinga kde sa daná udalosť odohrala (King chápal niektoré slovné príkazy) a predložil mu tri fotky daných miest. V tejto úlohe obstál King relatívne dobre, odpovedal signifikantne správne nad mieru náhody, no rozdiel nebol až taký markantný (Schwartz et al., 2005). V tejto sérii experimentov, autori ukázali, že King je schopný naučiť sa aspekty minulej udalosti, ktoré sa odohrali až pred 24 hodinami (Schwartz et al., 2002, Schwartz et al., 2004), a je tiež schopný naučiť sa poradie udalosti a ich lokalitu po jedinom vystavení udalosti (Schwartz et al., 2005). Na rozdiel od Claytonovej štúdie, sa im nepodarilo integrovať jednotlivé komponenty do jedného experimentu. Výhodou týchto pokusov je fakt, že King používal abstraktné symbolické odpovede o minulej udalosti namiesto hmotných objektov, čím sa priblížil k ľudskému spôsobu referovania o minulej udalosti (Schwartz et al., 2005). Problémom však stále zostáva možnosť súdenia na základe relatívnej familiarity. Tento spôsob rozhodovania nepatrí do palinskopickej pamäte. Autori preto navrhujú rozšíriť komunikačný repertoár goríl resp. šimpanzov a vymyslieť úlohu, v ktorej by demonštrovali palinskopické spomínanie (Schwartz et al., 2005). Roberts 2002 konštatuje, že ak by sme boli schopní naučiť šimpanza alebo gorilu chápať príkaz: „Urob to, čo si robil včera o takomto čase!“, ľudopodoby by sa musel mentálne vrátiť v subjektívnom čase, aby mohol vykonať danú aktivitu.

2.3.4 OSTATNÉ

2.3.4.1 Delfín skákavý (*Tursiops truncatus*)

Podobná štúdia akú robil Zentall et al. 2001 na potkanoch, bola prevedená na delfínoch (Mercado et al., 1998). Nejednalo sa o nečakanú otázku, ale o nečakaný príkaz s významom: „Zopakuj to, čo si práve robil!“ Delfíny boli naučené na gestikulačný príkaz experimentátora vykonať určité správanie. Po tom, čo delfín vykonal určité správanie, dostal príkaz zopakovať toto správanie. Delfíny dokázali presne zopakovať celú škálu správania, čím demonštrovali, že chápú abstraktný zmysel príkazu: „Zopakuj to, čo si práve robil!“ Delfíny dokonca poznali tzv. kreatívny príkaz, po ktorom si delfíny sami určili, čo budú robiť. Aj po takomto príkaze delfíny dokázali posledné správanie zopakovať. Táto štúdia by mohla demonštrovať schopnosť delfína mentálne sa vrátiť späť v čase, aby zistil svoje posledné správanie. Suddendorf a Busby 2003 tvrdia, že jazyk nemusí byť nutný na potvrdenie

epizodickej pamäte u zvierat. Tvrdia, že dôkaz subjektívneho cestovania časom u zvierat by mohol nabráť práve formu zopakovania minulých aktivít prostredníctvom pantomímy. Problémom však je nedostatočná pauza medzi správaním a príkazom k jeho opakovaniu, čo znamená, že sa pravdepodobne jedná o krátkodobú pamäť (Mercado et al., 1998).

2.3.4.2 Jukatánske miniatúrne prasa (*Sus scrofa domesticus*)

Kouwenberg et al. 2009 sa rozhodli ako prvý testovať epizodickú pamäť u prasiat použitím metodiky, ktorú vynašili Eacott a Norman 2004 – what, where, which model. Namiesto časovej komponenty je použitý kontext, pomocou ktorého zviera rozlišuje medzi udalosťami. Prasatá prešli dvoma študijnými fázami predtým než boli testované. Najprv v aréne⁸ s kontextom A a dvoma rôznymi objektmi v dvoch rôznych kvadrantoch, potom v aréne s odlišným kontextom B s rovnakými objektmi, ale poloha objektov bola navzájom vymenená. Prasatá boli potom testované či dokážu rozoznať medzi predošle prezentovanými konfiguráciami objektu-pozície-kontextu a novou konfiguráciou. V teste bol použitý jeden z kontextov a dva identické objekty, pričom jeden z nich sa vyskytoval v novej konfigurácii. V tejto štúdií zas využili prirodzenú vlastnosť prasiat preferovať menej familiárne objekty. Prasatá sa najviac zdržovali v kvadrante s objektom v novej konfigurácii. Tento fakt slúži ako dôkaz, že prasatá si pamätajú integrovanú spomienku čo-kde-kontext, pretože ak by si pamätali tieto tri faktory nezávisle, tak pri testovaní by boli rovnako familiárne a neboli by schopné rozlíšiť novú konfiguráciu. Autori tento experiment považujú za dôkaz episodic-like memory u prasiat, no zároveň zdôrazňujú nutnosť štúdie, pri ktorej by prasatá objekty pri testovaní nevideli - podobne ako Eacott et al. 2005, aby bolo jasné, že prasatá mentálne spomínajú a nesúdia na základe familiárnych vizuálnych stôp. Výskum epizodickej pamäti u prasiat ma veľký potenciál pri štúdiu ľudskej epizodickej pamäti, pretože prasačí mozog je podobnejší ľudskému než napr. mozog hlodavčí (Kouwenberg et al., 2009).

2.3.4.3 Včela medonosná (*Apis mellifera*)

Pahl et al. 2007 navrhli štúdiu, v ktorej sa ako prví rozhodli skúmať schopnosť epizodickej pamäte u bezstavovcov, konkrétne u včely medonosnej. Včely boli trénované vybrať si jednu z dvoch lokalít v ramenách Y-bludiska, v ktorej sa ukrývala odmena. Strany bludiska mali rôzne farby a vzory v rôznych časoch dňa. Napr. ráno mala jedna strana bludiska žlté vertikálne šrafovanie (odmena) a druhá žlté horizontálne šrafovanie, popoludní mala zase jedna strana modré horizontálne šrafovanie (odmena) a druhá modré vertikálne

⁸ Aréna bola rozdelená na štyri kvadranty, pričom bolo možné voľne sa premiestňovať z jedného kvadrantu do druhého. Aréna sa vyskytovala v dvoch rôznych kontextoch – buď bola pokrytá betónom alebo čiernymi gumenými podložkami.

šrafovanie. Lokalita bludiska sa taktiež menila ráno a poobede. Včela bola schopná sa toto pravidlo naučiť a vyberala si komoru s odmenou, pričom mohla využiť pri rozhodovaní farbu a vzor strán a lokalitu Y-bludiska (Pahl et al., 2007). V ďalších testoch dokázala včela nájsť odmenu aj v prípade, že bola odstránená farebná stopa, t.j. všetky vzory boli čierne. Ak bolo včele prezentované nové bludisko na novej lokalite, bola schopná rozhodnúť sa správne na základe času dňa. Táto štúdia síce demonštruje, že včely si dokážu zapamätať ‘čo’, ‘kde’ a ‘kedy’ informácie, ale keďže časová komponenta je čas dňa, nejedná sa o episodic-like memory. Pahl et al. 2007 túto schopnosť nazvali circadian timed episodic-like memory. Využívanie času dňa ako časovej stopy dáva u včiel ekologický význam, pretože príležitosti ku konzumácii nektáru sú väčšinou dané cirkadiálnym vzorcom (Crystal, 2009).

2.4 Plánovanie u zvierat

Ako už bolo uvedené, epizodická pamäť je dnes považovaná za súčasť akéhosi väčšieho celku, ktorý funguje ako konštrukčný aparát a umožňuje nám jednak mentálne cestovať do minulosti, a tiež plánovať do budúcnosti. Napriek tomu, že ústrednou témou tejto práce je epizodická pamäť, je dôležité uviesť aj problematiku epizodického plánovania u zvierat, pretože tieto dve témy spolu úzko súvisia. Problematika plánovania u zvierat je veľmi široká, no z hľadiska účelu tejto práce je postačujúce v tejto kapitole uviesť len tie základné a najdemonštratívnejšie štúdie venujúce sa plánovaniu u zvierat. Hneď na úvod je nutné spomenúť tzv. Bischof-Köhler hypotézu. Tá tvrdí, že zvieratá nie sú schopné anticipovať ich budúce potreby alebo stavy, a nedokážu sa v prítomnosti zachovať tak, aby si tieto budúce potreby zaistili. Sú viazané na prítomnosť, ktorá je definovaná ich súčasným motivačným stavom (Bischof, 1978). Cieľom štúdií plánovania u zvierat je poprieť túto hypotézu a dokázať, že zvieratá túto schopnosť majú. Je nutné uviesť, že v prírode sa vyskytuje množstvo foriem prospektívneho správania, ktoré súvisia s budúcnosťou, ale nemusia byť výsledkom plánovania. Medzi takéto javy patrí napr. hibernácia medvedov alebo migrácia vtákov. Oba tieto javy vznikli kvôli príchodu nepriaznivých klimatických podmienok, na rozdiel od plánovania sú však dané geneticky (Roberts, 2002). Jane Goodallová v svojej knihe o šimpanzoch v Gombe opisuje ako pozorovala šimpanzov odtrhávať listy z konárov, aby tieto konáre mohli neskôr využiť na lovenie termitov (Lawick-Goodall, 1971). U šimpanzov bolo tiež zaznamenané, že prenášajú kamene z jedného miesta na iné miesto, kde sa kamene nevyskytujú, aby tam mohli s ich pomocou rozbíjať orechy (Boesch and Boesch, 1984). Pri týchto dvoch javoch môžeme však namietať, že správanie šimpanzov bolo založené na ich súčasných motivačných stavoch – na hlade, a preto nie je možné tieto pozorovania použiť na vyvrátenie Bischof-Köhler hypotézy (Roberts, 2002,

Clayton et al., 2003a). Nasledovať bude niekoľko experimentálnych štúdií robených na sojkách a primátoch.

Jedna zo základných otázok je, či hromadenie jedla u sojek súvisí s plánovaním do budúcnosti alebo je dané geneticky (Roberts, 2002). Emery a Clayton 2001 naplánovali pokus, v ktorom sa chceli presvedčiť, či sojky dokážu prispôbiť stratégiu schovávania jedla tak, aby minimalizovali potenciálne ukradnutie skrytého jedla iným vtákom. Sojky boli pri ukrývaní jedla buď pozorované alebo nepozorované iným vtákom. Po retenčnom intervale 3 hodín boli sojky navrátené do testovacieho prostredia a bol im umožnený prístup k ukrytému jedlu. Sojky, ktoré boli pri ukrývaní jedla pozorované, svoju potravu premiestnili na iné miesto a to iba v tom prípade, ak samy v minulosti ukradli niekomu jedlo. Sojky, ktoré neboli pozorované, jedlo nepremiestnili. To isté platilo pre sojky, ktoré síce boli pozorované, ale nikdy predtým neukradli inému vtákovi jedlo. Sojky teda museli spojiť svoju vlastnú minulú skúsenosť kradnutia s tým, že by im iný vták mohol ukradnúť jedlo a následne prispôbili tomu svoje správanie. Z tejto štúdie však nieje jasné, či sojka takto koná z dôvodu, že si predstavila budúci stav ukrytého jedla, alebo konala na základe jednoduchšieho pravidla (Emery and Clayton, 2001). Correia et al. 2007 navrhli ešte krajší pokus, ktorý konkuruje na vyvrátenie Bischof-Köhler hypotézy. Sojky, ktoré boli presýtené jedným druhom jedla A a následne dostali možnosť ukryť toto a ešte druhé jedlo B, preferenčne ukrývali jedlo B, ktorým neboli presýtené. Následne ich vystavili situácií kedy boli presýtené jedlom A, potom dostali možnosť ukryť jedlo A alebo B, následne boli presýtené jedlom B, a až potom dostali prístup k ukrytým jedlám. V prvých pokusoch tejto sekvencie ukrývali preferenčne jedlo B, pretože tým neboli v momente ukrývania presýtené. Po niekoľkých takýchto sekvenciách začali preferenčne ukrývať jedlo A, hoci ním boli v momente ukrývania presýtené. Sojky zmenili preferenciu, pretože dokázali anticipovať, že v situácií, kedy im bude umožnené zjesť ukryté jedlá, budú mať väčší hlad pre jedlo A, hoci v súčasnom stave preňho hlad nemajú. Táto štúdia nabúrara Bischof-Köhler hypotézu, pretože sojky neukrývali jedlo na základe ich súčasného motivačného stavu, ale na základe budúceho predpokladaného pocitu hladu (Correia et al., 2007).

Výskum plánovania u sojek zakončím štúdiou Raby et al. 2007. Táto štúdia sa venuje otázke, či sú sojky schopné anticipovať potrebu pre špecifickú potravu na raňajky na druhý deň. V aparátúre, ktorá obsahovala dve komory (A alebo C) na oboch stranách prostrednej komory (B), dostávali sojky pravidelne na raňajky potravu v komore A, ale nikdy v komore C, pričom ráno boli sojky umiestnené len do jednej z týchto komôr. Pri teste, ktorý prebiehal popoludní predošlého dňa pred raňajkami, dostali sojky po presýtení k dispozícii potravu v prostrednej komore B. Sojky ukryli väčšinu potravy do komory C, aby si zaistili, že ráno bude mať sojka k dispozícii raňajky, bez ohľadu na to, do ktorej komory ju umiestnia.

V ďalšom pokuse komory A a C obsahovali každé ráno iné jedlo, ale vždy bola otvorená len jedna komora. Pri teste boli nasýtenej sojke poskytnuté obidva druhy potravy. Sojky preferenčne schovali každý druh potravy do kompartmentu, kde sa tento druh potravy nevyskytoval. Zaistili si tak, že ráno budú mať k dispozícii obidva druhy potravy (Raby et al., 2007). Stále ale nie je jasné, či schopnosť sojek plánovať budúce raňajky reflektuje epizodické plánovanie do budúcnosti, v ktorom sojka sama seba projektuje do situácie zajtrajších raňajok, alebo ide o tzv. sémantické plánovanie, v ktorom sa sojka správa prospektívne, bez akéhokoľvek osobného mentálneho cestovania časom do budúcnosti. Tieto štúdie však dokazujú, že zvieratá dokážu anticipovať budúci motivačný stav, ktorý siaha na časovej ose minimálne do nasledujúceho dňa (Raby et al., 2007).

Homológy epizodického plánovania by sa s najväčšou pravdepodobnosťou mali vyskytovať aj u našich najbližších príbuzných – primátov. Naqshbandi a Roberts 2006 sa rozhodli testovať Bischof-Köhler hypotézu na kotuloch veverovitých. Opice dostali možnosť výberu medzi 1 a 4 d'atlami. Ukázali jasnú preferenciu pre 4 d'atle. Konzumácia d'atlí vyvolávala smäd a zvyšovala spotrebu vody. Počas série týchto pokusov bola opiciam odstránená voda tesne pred ich rozhodnutím, to znamená, že v čase rozhodovania neboli opice smädné. Ak si kotule vybrali 1 d'atlu, voda im bola navrátená po 30 minútach. Ak si vybrali 4 d'atle, vodu im vrátili až po 3 hodinách. Po niekoľkých pokusoch opice zmenili preferenciu na 1 d'atlu. Ak im prestali brať vodu, opice zas začali preferovať 4 d'atle. Tieto výsledky popierajú Bischof-Köhler hypotézu, pretože opice sa rozhodovali na základe očakávaného budúceho smädu. Opice tak dokázali anticipovať budúcu potrebu, ktorá nebola prítomná v čase rozhodovania (Naqshbandi and Roberts, 2006). V inej štúdií sa autori pokúsili replikovať tento experiment na makakoch rézusoch (Paxton and Hampton, 2009). V ich štúdií však pri výbere 1 d'atle neodstraňovali vodu. Hoci makakovia začali preferovať 1 d'atlu, ich rozhodnutie medzi 1 d'atlou a vodou vs. 4 d'atle a žiadna voda, mohlo byť vysvetlené v zmysle operantného podmieňovania (Suddendorf and Corballis, 2010). U ľudí je možné demonštrovať plánovanie v prípadoch, keď sa človek vzdá okamžitej odmeny v prospech viac žiadaného časovo vzdialeného budúceho cieľa – napr. pri diéte. Nedávne štúdie ukázali, že aj ľudopopy dokážu disponovať touto schopnosťou. Ľudopopy dokážu odmietnuť okamžitú menšiu odmenu v prospech väčšej oneskorenej odmeny, ktorá je poskytnutá niekoľko minút neskôr. V jednej štúdií, šimpanz počkal až 8 minút, aby obdržal odmenu, ktorá bola 40x väčšia ako okamžitá odmena (Dufour et al., 2007). Je však nutné podotknúť, že ľudia sú schopní odsúvať odmenu mesiace, roky a dokonca aj celý život - napr. celibát (Suddendorf and Corballis, 2010). S iným prístupom prišli Mulcahy a Call 2006. V ich štúdií najprv naučili orangutanov a bonobov ako použiť určitý nástroj na získanie nedostupného jedla. Následne dostali ľudopopy možnosť vybrať si jeden z viacerých nástrojov (dva nástroje boli vhodné, šesť

nástrojov bolo nevhodných na získanie jedla) a odniesť si ho do miestnosti kde spali, aby ho mohli použiť na druhý deň. Pri výbere nástroja videli na aparatúru s jedlom, nemali k nej však prístup. Ukázalo sa, že väčšina orangutanov aj bonobov si vybrala správny nástroj, ktorý využili na získanie potravy až na druhý deň, 14 hodín po výbere nástroja. Ľudoopy si vybrali, premiestnili a uložili vhodný nástroj nie preto, že by ho práve potrebovali, ale preto, že ho budú potrebovať v budúcnosti (Mulcahy and Call, 2006). Ľudoopy však podstúpili niekoľko tréningov, čo znamená, že sa mohli naučiť, ktorý nástroj si majú vybrať bez toho, aby mentálne cestovali do budúca (Clayton et al., 2009). S presvedčivejším dôkazom plánovania prišli Osvath a Osvath 2008. Najprv šimpanzov a orangutanov naučili, že pomocou slamky sa dokážu dostať k inak nedostupnej preferovanej ovocnej polievke, a tiež to, že 70 minút po teste dostanú k dispozícii nádobu s touto polievkou. Pri testovaní dostali šimpanzy a orangutany na výber niekoľko predmetov medzi ktorými bola slamka a tiež obľúbené ovocie – hrozno. Hrozno bolo jednak menej preferované a bolo ho menej. Ak by ľudoopy nedokázali plánovať do budúca, očakávali by sme, že si vyberú okamžitú hroznovú odmenu, pretože by si nedokázali vytvoriť mentálnu reprezentáciu budúcej ovocnej polievky. Ľudoopy však preferenčne vyberali slamku, ktorú o 70 minút neskôr použili na získanie ovocnej polievky. Tieto výsledky naznačujú, že ľudoopy majú určitú schopnosť plánovania do budúca, pričom dokážu utlmiť ich súčasný motivačný stav (chuť na hrozno) v prospech budúceho (Osvath and Osvath, 2008). Posledný príklad, ktorý uvediem je založený na výpovedi troch ošetrovateľov v ZOO, ktorý pozorovali šimpanza hádzať kamene do návštevníkov (Osvath, 2009). Tento šimpanz bol každé ráno pár hodín pred príchodom návštevníkov do ZOO pozorovaný, ako si kľudne zbiera kamene a robí z nich kôpky. Po príchode návštevníkov začal byť šimpanz agresívny a kamene, ktoré si ráno nazbieral použil ako projektily na návštevníkov. Osvath argumentuje, že takéto správanie vyžaduje schopnosť plánovania. Bez systematických štúdií je však náročne stanoviť čo spôsobilo toto správanie. Bolo by nutné previesť kontrolné experimenty, v ktorých by kontrastovali situácie, v ktorých šimpanz buď očakáva alebo neočakáva návštevníkov (Suddendorf and Corballis, 2010).

Tieto štúdie spolu so štúdiami na sojkách demonštrujú, že plánovanie do budúca nieje unikátna ľudská schopnosť a vyvracajú tak Bischof-Köhler hypotézu (Roberts, 2007, Osvath and Osvath, 2008). Prítomnosť schopnosti plánovania u veľmi vzdialených taxónov ako sojky a ľudoopy podporuje hypotézu, že tieto taxóny mohli podstúpiť konvergentnú kognitívnu evolúciu (Mulcahy and Call, 2006).

3. Záver a diskusia

Od Tulvingového výroku z roku 1972, v ktorom tvrdí, že epizodická pamäť je výhradne ľudská vlastnosť ubehlo takmer 40 rokov. Prehľad štúdií v tejto práci ukazuje, že tento výrok už dávno nie je taký jednoznačný. Vynára sa niekoľko nezávislých línií dôkazov, ktoré naznačujú, že aj zvieratá by mohli disponovať schopnosťou epizodickej pamäte. V tejto práci boli uvedené najdôležitejšie štúdie epizodickej pamäti u zvierat, pričom pri jednotlivých štúdiách boli analyzované výhody a nevýhody použitých metodík. Pre kompletnosť tohto textu pripomeniem niektoré zásadné metodiky, ktorými sa autori snažili študovať schopnosť epizodickej pamäte u zvierat a vymenujem ich najväčšie výhody.

Za prvú a jednu z najucelenejších metodík v tomto obore, možno považovať metódu založenú na www-modeli, ktorú prvýkrát predstavili Clayton a Dickinson 1998. Veľkou výhodou tohoto modelu je, že séria experimentov, ktorú navrhla Clayton et al. dokázala demonštrovať flexibilitu a integráciu jednotlivých komponent www-pamäte, a tiež vylúčila možnosť vyriešenia úlohy na základe familiarity. Na tento základný model nadväzuje väčšina štúdií epizodickej pamäti u zvierat, pričom tieto štúdie možno ďalej rozdeliť podľa toho, ako interpretujú časovú komponentu www-modelu. Buď ju chápu ako pamäť pre absolútny bod v čase, kedy sa udalosť odohrala, ako napríklad v prípade Clayton a Dickinson 1998, alebo ju chápu ako pamäť pre poradie udalostí, ako je tomu v prípade Fortin et al. 2002.

Druhá zásadná metodika je založená na tzv. nečakanej otázke, ktorú navrhol Zentall et al. 2001. Táto metóda bola použitá v experimentoch na holuboch a delfínoch a priniesla pozitívne výsledky. Metóda nečakanej otázky má jednu veľkú výhodu oproti metódam ktoré vyžadujú dlhodobé tréningy zvierat a to v tom, že zviera nevie o tom, že bude testované. Pri metódach, ktoré vyžadujú tréningy, by sa totiž zviera mohlo naučiť, čo si má zapamätať a zapísať to do sémantickej pamäte.

Ďalšiu metodiku navrhli Eacott a Norman 2004 a to tak, že pozmenili klasický www-model. Vylúčili časovú komponentu a nahradili ju všeobecnejšou kontextuálnou komponentou. Funkciou tejto komponenty je vymedzovať a rozlišovať medzi jednotlivými epizódami, pričom táto komponenta sa môže riadiť jednak kontextom, ale aj časovou informáciou. Výhodou takéhoto designu je, že nevyžaduje od zvierat, aby si pamätali, kedy presne sa udalosť odohrala. Ani ľudia si pri epizodickom spomínaní túto informáciu často nepamätajú. K ďalším výhodám patrí fakt, že autorom sa podarilo v sérii pokusov dokázať flexibilné použitie pamäte a zároveň vylúčili možnosť rozhodovania na základe relatívnej familiarity.

Dere et al. 2004 predstavili ďalšiu metodiku založenú na spontánnom rozpoznávaní objektov. Jedná sa metódu veľmi podobnú www-modelu, avšak namiesto motivovania jedlom

využívajú v tejto úlohe prirodzenú schopnosť myši a potkanov preferovať nové objekty. Táto metóda má tú výhodu, že sa jedná o spontánnu úlohu, takže zvieratá, podobne ako pri metóde Zentall et al. 2001, nie je trénované, neočakávané testovanie a súdi na základe jedinej neopakovanej minulej udalosti (Dere et al., 2006). Autori tejto metódy argumentujú, že ich metóda tiež demonštruje integrovanú povahu spomienky. Do istej miery možno ako nevýhodu považovať u posledných dvoch uvedených metód fakt, že využívajú schopnosť zvierat preferovať nové objekty. Tým pádom nie je možné tieto metódy uplatniť na všetky druhy zvierat.

Ako poslednú zopakujem metódu SEN – sequential egocentric navigation, s ktorou prišiel Fouquet et al. 2010. Táto úloha má veľkú výhodu v tom, že je jednoducho aplikovateľná na človeka. Autori tiež demonštrovali, že pri tejto úlohe dokáže myš flexibilne vyťahovať informácie z pamäte a vylúčili možnosť rozhodovania na základe familiarity.

Každá z týchto metódik dospela k pozitívnym výsledkom. Z vedeckého hľadiska však nie je možné konštatovať, že zvieratá majú epizodickú pamäť v takom zmysle, v akom ju chápeme u človeka. Tomuto tvrdeniu stojí v ceste jedna veľká prekážka, a tou je prítomnosť autoneotického vedomia, ktoré prežíva človek pri epizodickom spomínaní (Tulving and Markowitsch, 1998). Tento fenomenologický faktor zatiaľ nie je možné dokázať u zvierat vedeckými metódami (Griffiths et al., 1999, Suddendorf and Busby, 2003, Suddendorf and Corballis, 2010). Z tohto dôvodu sa vedecká obec musela obrátiť na štúdie založené výhradne na behaviorálnych metódach a premenovať názov tejto schopnosti u zvierat na episodic-like memory (Clayton and Dickinson, 1998). Pri štúdií kognitívnych schopností zvierat je veľmi dôležité navrhnuť úlohu tak, aby jej vyriešenie záviselo výhradne na študovanej schopnosti, a nie na využití jednoduchších kognitívnych systémov. Jedna z veľkých perspektív do budúcnosti je výskum plánovania u zvierat. Ako bolo už v predchádzajúcej kapitole spomenuté, ukazuje sa, že zvieratá dokážu anticipovať budúcnosť a na základe toho meniť svoje súčasné správanie. Tento fakt taktiež slúži ako nepriamy dôkaz epizodickej pamäte u zvierat.

V súčasnosti, aj napriek veľkému počtu štúdií, sa vedecká obec stále nezhodla na tom, či sú zvieratá schopné epizodickej pamäte. Z tohto dôvodu je nutný ďalší výskum v tejto oblasti. Ukázalo sa, že zvieratá tak vzdialené ako sú sojky a primáty dokázali splniť behaviorálny koncept epizodickej pamäte podľa www-modelu. To však nastoľuje otázku, či táto schopnosť vznikla v evolúcii ako homológia (zo spoločného predka), alebo vznikla nezávisle u rôznych živočíšnych druhov ako adaptácia na podobné socioekologické selekčné tlaky (Clayton et al., 2009). Aby sme túto otázku zodpovedali, je nutné v budúcnosti rozšíriť toto pole výskumu aj na iné živočíšne druhy. Ďalšia z možností ako ďalej postupovať je využiť spomenuté metodiky a testovať ich na jednom živočíšnom druhu. Pri správnom navrhnutí úloh by živočích s epizodickou pamäťou mal byť schopný vyriešiť úlohu použitím

rôznych metodík. Iná možnosť je navrhnúť úlohu, ktorá by bola rovnaká pre testované zvieraj aj pre človeka. Počas testovania by bola subjektom monitorovaná mozgová aktivita prostredníctvom moderných zobrazovacích metód. Ak by boli u človeka aj u zvieratá aktivované rovnaké oblasti mozgu, predpokladali by sme, že využívajú analogické kognitívne procesy. Podmienkou by však bolo, aby človek riešil úlohu epizodickým spomínaním. Ďalší perspektívny smer výskumu by prinieslo zdokonalenie komunikácie u ľudoopov. Aby sme u ľudoopov mohli dokázať epizodickú pamäť prostredníctvom komunikácie, museli by sme ich naučiť napr. význam slova 'včera'. Potom by sme mohli otestovať úlohu, ktorú navrhol Roberts 2002, a to, že by sme ľudoopom prikázali urobiť to, čo robili včera o takomto čase. Tak by sme demonštrovali subjektívne cestovanie časom do minulosti.

Na úplný záver je vhodné poukázať na to, aký je vlastne význam výskumu epizodickej pamäte u zvierat. Zvieracie modely epizodickej pamäte by mohli otvoriť nové príležitosti výskumu neuroanatomických, neurochemických, neurofyziologických a molekulárnych mechanizmov epizodickej pamäte (Babb and Crystal, 2006b). Zatiaľ neexistujú spôsoby, ktoré by nám umožnili neinvazívnym spôsobom študovať tieto mechanizmy na ľuďoch. Výsledky štúdií na zvieratách majú preto obrovský potenciál v medicíne, a v budúcnosti by mohli byť využité pri terapiách rôznych ľudských patológií pamäte, ako napr. Alzheimerovej choroby alebo rôznych druhov amnézie (Dere et al., 2006). Dôkaz mentálneho cestovania časom u zvierat by otvoril ďalšiu zaujímavú diskusiu, a to, ako by táto schopnosť ovplyvnila blahobyt (tzv. welfare) zvierat. Ak by totiž zvieratá nemali schopnosť epizodickej pamäte, neboli by schopné premietat' si minulé udalosti, či pozitívne alebo negatívne, a neboli by teda schopné zažívať utrpenie generované týmito epizodickými spomienkami (napr. spomienka na bolestivú udalosť alebo stratu spoločníka) (Mendl and Paul, 2008). Podobne je to so schopnosťou plánovania. Ak by zvieratá nedokázali plánovať do budúcnosti, vyhli by sa tak utrpeniu z predstavovanej znepokojivej budúcej situácie (Mendl and Paul, 2008). U ľudí môžu obavy z budúcnosti prejsť až do klinických ťažkostí, ktoré dokážu silno ovplyvniť kvalitu života a emotívny stav človeka. Ak by sme dokázali schopnosť mentálneho cestovania časom u zvierat, bolo by nutné upraviť podmienky chovaných zvierat tak, aby sme minimalizovali negatívny vplyv prostredia na emotívnu stránku zvieratá. Túto prácu zakončím myšlienkou, že dôkaz epizodickej pamäte u zvierat by znamenal obrovský zlom v predstavách, ktoré sme doteraz mali o psychickej stránke zvierat. Ľudstvo už oddávna stavalo veľkú bariéru medzi človekom a ostatnými zvieratami. Až v posledných rokoch sa ukazuje, že zvieratá s nami zdieľajú množstvo vlastností, ktoré boli v minulosti považované za výhradne ľudské – napr. používanie nástrojov (Lawick-Goodall, 1971). Dôkaz epizodickej pamäte u zvierat by nám jednak umožnil lepšie porozumieť evolúcií kognitívnych systémov, ale tiež by nás presvedčil o tom, že zvieratá sú nám oveľa bližšie ako si občas dokážeme pripustiť.

4. Zoznam použitej literatúry

- Addis DR, McAndrews MP (2005) Prefrontal and hippocampal contributions to the generation and binding of semantic associations during successful encoding: A parametric fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience* 133-133.
- Addis DR, McAndrews MP (2006) Prefrontal and hippocampal contributions to the generation and binding of semantic associations during successful encoding. *Neuroimage* 33:1194-1206.
- Addis DR, Wong AT, Schacter DL (2007) Remembering the past and imagining the future: Common and distinct neural substrates during event construction and elaboration. *Neuropsychologia* 45:1363-1377.
- Aggleton JP, Brown MW (1999) Episodic memory, amnesia and the hippocampal-anterior thalamic axis. *Behavioral and Brain Sciences* 22:425-+.
- Aggleton JP, Pearce JM (2001) Neural systems underlying episodic memory: insights from animal research. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 356:1467-1482.
- Amaral DG (1999) Introduction: What is where in the medial temporal lobe? *Hippocampus* 9:1-6.
- Atance CM, O'Neill DK (2001) Episodic future thinking. *Trends in Cognitive Sciences* 5:533-539.
- Babb SJ, Crystal JD (2005) Discrimination of what, when, and where: Implications for episodic-like memory in rats. *Learning and Motivation* 36:177-189.
- Babb SJ, Crystal JD (2006a) Discrimination of what, when, and where is not based on time of day. *Learning & Behavior* 34:124-130.
- Babb SJ, Crystal JD (2006b) Episodic-like memory in the rat. *Current Biology* 16:1317-1321.
- Biebach H, Gordijn M, Krebs JR (1989) Time-And-Place learning by garden warbler, *Sylvia-Borin*. *Animal Behaviour* 37:353-360.
- Bischof N (1978). On the phylogeny of human morality. In G. Stent (Ed.), *Morality as a biological phenomenon* (pp. 53-74). Berlin: Abakon.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1984). Mental map in wild chimpanzees: An analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates*, 25, 160-170.
- Clayton NS, Bussey TJ, Dickinson A (2003a) Can animals recall the past and plan for the future? *Nature Reviews Neuroscience* 4:685-691.
- Clayton NS, Bussey TJ, Emery NJ, Dickinson A (2003b) Prometheus to Proust: the case for behavioural criteria for 'mental time travel'. *Trends in Cognitive Sciences* 7:436-437.
- Clayton NS, Dickinson A (1998) Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature* 395:272-274.
- Clayton NS, Dickinson A (1999) Memory for the content of caches by scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* 25:82-91.
- Clayton NS, Griffiths DP, Emery NJ, Dickinson A (2001a) Elements of episodic-like memory in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 356:1483-1491.
- Clayton NS, Russell J, Dickinson A (2009) Are Animals Stuck in Time or Are They Chronesthetic Creatures? *Topics in Cognitive Science* 1:59-71.
- Clayton NS, Yu KS, Dickinson A (2001b) Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) form integrated memories of the multiple features of caching episodes. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* 27:17-29.
- Clayton NS, Yu KS, Dickinson A (2003c) Interacting cache memories: Evidence for flexible memory use by Western Scrub-Jays (*Aphelocoma californica*). *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* 29:14-22.
- Correia SPC, Dickinson A, Clayton NS (2007) Western scrub-jays anticipate future needs independently of their current motivational state. *Current Biology* 17:856-861.
- Crystal JD (2009) Elements of episodic-like memory in animal models. *Behavioural Processes* 80:269-277.
- Crystal JD (2010) Episodic-like memory in animals. *Behavioural Brain Research* 215:235-243.
- de Kort SR, Clayton NS (2006) An evolutionary perspective on caching by corvids. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:417-423.
- de Kort SR, Dickinson A, Clayton NS (2005) Retrospective cognition by food-caching western scrub-jays. *Learning and Motivation* 36:159-176.
- Dekleva M, Dufour V, de Vries H, Spruijt BM, Sterck EHM (2011) Chimpanzees (*Pan troglodytes*) Fail a What-Where-When Task but Find Rewards by Using a Location-Based Association Strategy. *Plos One* 6:11.
- Dere E, Huston JP, Silva M (2005a) Integrated memory for objects, places, and temporal order: Evidence for episodic-like memory in mice. *Neurobiology of Learning and Memory* 84:214-221.
- Dere E, Huston JP, Silva MAS (2005b) Episodic-like memory in mice: Simultaneous assessment of object, place and temporal order memory. *Brain Research Protocols* 16:10-19.
- Dere E, Kart-Teke E, Huston JP, Silva MAD (2006) The case for episodic memory in animals. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 30:1206-1224.

- Dere E, Silva MAD, Huston JP (2004) Higher order memories for objects encountered in different spatio-temporal contexts in mice: Evidence for episodic memory. *Reviews in the Neurosciences* 15:231-240.
- Dufour V, Pele M, Sterck EHM, Thierry B (2007) Chimpanzee (*Pan troglodytes*) anticipation of food return: Coping with waiting time in an exchange task. *Journal of Comparative Psychology* 121:145-155.
- Eacott MJ, Easton A (2007a) Mental time travel in the rat: Dissociation of recall and familiarity. *Behavioral and Brain Sciences* 30:322-+.
- Eacott MJ, Easton A (2007b) On familiarity and recall of events by rats. *Hippocampus* 17:890-897.
- Eacott MJ, Easton A (2010) Episodic memory in animals: Remembering which occasion. *Neuropsychologia* 48:2273-2280.
- Eacott MJ, Easton A, Zinkivskaya A (2005) Recollection in an episodic-like memory task in the rat. *Learning & Memory* 12:221-223.
- Eacott MJ, Norman G (2004) Integrated memory for object, place, and context in rats: A possible model of episodic-like memory? *Journal of Neuroscience* 24:1948-1953.
- Eichenbaum H (1997) How does the brain organize memories? *Science* 277:330-332.
- Eldridge LL, Knowlton BT, Furmanski CS, Bookheimer SY, Engel SA (2000) Remembering episodes: a selective role for the hippocampus during retrieval. *Nature Neuroscience* 3:1149-1152.
- Emery NJ, Clayton NS (2001) Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature* 414:443-446.
- Ergorul C, Eichenbaum H (2004) The Hippocampus and Memory for "What," "Where," and "When". *Learning & Memory* 11:397-405.
- Feeney MC, Roberts WA, Sherry DF (2009) Memory for what, where, and when in the black-capped chickadee (*Parus atricapillus*). *Animal Cognition* 12:767-777.
- Ferbinteanu J, Kennedy PJ, Shapiro ML (2006) Episodic memory - From brain to mind. *Hippocampus* 16:691-703.
- Ferbinteanu J, Shapiro ML (2003) Prospective and retrospective memory coding in the hippocampus. *Neuron* 40:1227-1239.
- Ferkin MH, Combs A, delBarco-Trillo J, Pierce AA, Franklin S (2008) Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, have the capacity to recall the "what", "where", and "when" of a single past event. *Animal Cognition* 11:147-159.
- Fortin NJ, Agster KL, Eichenbaum HB (2002) Critical role of the hippocampus in memory for sequences of events. *Nature Neuroscience* 5:458-462.
- Fortin NJ, Wright SP, Eichenbaum H (2004) Recollection-like memory retrieval in rats is dependent on the hippocampus. *Nature* 431:188-191.
- Fouquet C, Tobin C, Rondi-Reig L (2010) A new approach for modeling episodic memory from rodents to humans: The temporal order memory. *Behavioural Brain Research* 215:172-179.
- Friedman WJ (1993) Memory for the time of past events. *Psychological Bulletin* 113:44-66.
- Friedman WJ (2007) The meaning of "time" in episodic memory and mental time travel. *Behavioral and Brain Sciences* 30:323-+.
- Gardiner JM, Java RI (1991) Forgetting in recognition memory with and without recollective experience. *Memory & Cognition* 19:617-623.
- Gibeault S, MacDonald SE (2000) Spatial memory and foraging competition in captive western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Primates* 41:147-160.
- Gopnik A, Graf P (1988) Knowing how you know - Young children's ability to identify and remember the sources of their beliefs. *Child Development* 59:1366-1371.
- Griffiths D, Dickinson A, Clayton N (1999) Episodic memory: what can animals remember about their past? *Trends in Cognitive Sciences* 3:74-80.
- Hampton RR, Hampstead BM, Murray EA (2005) Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) demonstrate robust memory for what and where, but not when, in an open-field test of memory. *Learning and Motivation* 36:245-259.
- Hassabis D, Kumaran D, Vann SD, Maguire EA (2007) Patients with hippocampal amnesia cannot imagine new experiences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:1726-1731.
- Hoffman ML, Beran MJ, Washburn DA (2009) Memory for "What", "Where", and "When" Information in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* 35:143-152.
- Iordanova MD, Good MA, Honey RC (2008) Configural learning without reinforcement: Integrated memories for correlates of what, where, and when. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 61:1785-1792.
- Janowsky JS, Shimamura AP, Squire LR (1989) Source memory impairment in patients with frontal-lobe lesions. *Neuropsychologia* 27:1043-1056.
- Kart-Teke E, Silva M, Huston JP, Dere E (2006) Wistar rats show episodic-like memory for unique experiences. *Neurobiology of Learning and Memory* 85:173-182.
- Kouwenberg AL, Walsh CJ, Morgan BE, Martin GM (2009) Episodic-like memory in crossbred Yucatan minipigs (*Sus scrofa*). *Applied Animal Behaviour Science* 117:165-172.
- Lawick-Goodall J (1971). *In the shadow of man*. New York: Dell.

- Macdonald SE (1994) Gorillas (Gorilla-Gorilla-Gorilla) Spatial memory in a foraging task. *Journal of Comparative Psychology* 108:107-113.
- MacDonald SE, Agnes MM (1999) Orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*) spatial memory and behavior in a foraging task. *Journal of Comparative Psychology* 113:213-217.
- Maguire EA (2001) Neuroimaging studies of autobiographical event memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 356:1441-1451.
- Martin-Ordas G, Haun D, Colmenares F, Call J (2010) Keeping track of time: evidence for episodic-like memory in great apes. *Animal Cognition* 13:331-340.
- Mendl M, Paul ES (2008) Do animals live in the present? Current evidence and implications for welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 113:357-382.
- Menzel CR (1999) Unprompted recall and reporting of hidden objects by a chimpanzee (*Pan troglodytes*) after extended delays. *Journal of Comparative Psychology* 113:426-434.
- Menzel EW (1973) Chimpanzee spatial memory organization. *Science* 182:943-945.
- Mercado E, Murray SO, Uyeyama RK, Pack AA, Herman LM (1998) Memory for recent actions in the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*): Repetition of arbitrary behaviors using an abstract rule. *Animal Learning & Behavior* 26:210-218.
- Mulcahy NJ, Call J (2006) Apes save tools for future use. *Science* 312:1038-1040.
- Naqshbandi M, Roberts WA (2006) Anticipation of future events in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) and rats (*Rattus norvegicus*): tests of the Bischof-Kohler hypothesis. *J Comp Psychol* 120:345-357.
- Nyberg L, Persson J, Habib R, Tulving E, McIntosh AR, Cabeza R, Houle S (2000) Large scale neurocognitive networks underlying episodic memory. *Journal of Cognitive Neuroscience* 12:163-173.
- Olton DS (1984) Comparative-analysis of episodic memory. *Behavioral and Brain Sciences* 7:250-251.
- Osvath M (2009) Spontaneous planning for future stone throwing by a male chimpanzee. *Current Biology* 19:R190-R191.
- Osvath M, Gardenfors PG (2007) What are the evolutionary causes of mental time travel? *Behavioral and Brain Sciences* 30:329-+.
- Osvath M, Osvath H (2008) Chimpanzee (*Pan troglodytes*) and orangutan (*Pongo abelii*) forethought: self-control and pre-experience in the face of future tool use. *Animal Cognition* 11:661-674.
- Pahl M, Zhu H, Pix W, Tautz J, Zhang SW (2007) Circadian timed episodic-like memory - a bee knows what to do when, and also where. *Journal of Experimental Biology* 210:3559-3567.
- Paxton R, Hampton RR (2009) Tests of planning and the Bischof-Kohler hypothesis in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behavioural Processes* 80:238-246.
- Perner J, Ruffman T (1995) Episodic memory and autoneotic consciousness - Developmental evidence and a theory of childhood amnesia. *Journal of Experimental Child Psychology* 59:516-548.
- Raby CR, Alexis DM, Dickinson A, Clayton NS (2007) Planning for the future by western scrub-jays. *Nature* 445:919-921.
- Roberts WA (2002) Are animals stuck in time? *Psychological Bulletin* 128:473-489.
- Roberts WA (2007) Mental time travel: Animals anticipate the future. *Current Biology* 17:R418-R420.
- Roberts WA, Feeney MC (2009) The comparative study of mental time travel. *Trends in Cognitive Sciences* 13:271-277.
- Roberts WA, Feeney MC, MacPherson K, Petter M, McMillan N, Musolino E (2008) Episodic-like memory in rats: Is it based on when or how long ago? *Science* 320:113-115.
- Rugg MD, Otten LJ, Henson RNA (2002) The neural basis of episodic memory: evidence from functional neuroimaging. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 357:1097-1110.
- Salwiczek LH, Watanabe A, Clayton NS (2010) Ten years of research into avian models of episodic-like memory and its implications for developmental and comparative cognition. *Behavioural Brain Research* 215:221-234.
- Schacter DL, Addis DR (2009) Remembering the Past to Imagine the Future: A Cognitive Neuroscience Perspective. *Military Psychology* 21:108-112.
- Schacter DL, Addis DR, Buckner RL (2007) Remembering the past to imagine the future: the prospective brain. *Nature Reviews Neuroscience* 8:657-661.
- Schwartz BL, Colon MR, Sanchez IC, Rodriguez IA, Evans S (2002) Single-trial learning of "what" and "who" information in a gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*): implications for episodic memory. *Animal Cognition* 5:85-90.
- Schwartz BL, Evans S (2001) Episodic memory in primates. *American Journal of Primatology* 55:71-85.
- Schwartz BL, Hoffman ML, Evans S (2005) Episodic-like memory in a gorilla: A review and new findings. *Learning and Motivation* 36:226-244.
- Schwartz BL, Meissner CA, Hoffman M, Evans S, Frazier LD (2004) Event memory and misinformation effects in a gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*). *Animal Cognition* 7:93-100.
- Scoville WB, Milner B (1957) Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology Neurosurgery and Psychiatry* 20:11-21.
- Shimamura AP, Janowsky JS, Squire LR (1990) Memory for the temporal-order of events in patients with frotanl-lobe lesions and amnesic patients. *Neuropsychologia* 28:803-813.

- Simons JS, Spiers HJ (2003) Prefrontal and medial temporal lobe interactions in long-term memory. *Nature Reviews Neuroscience* 4:637-648.
- Singer RA, Zentall TR (2007) Pigeons learn to answer the question "where did you just peck?" and can report peck location when unexpectedly asked. *Learning & Behavior* 35:184-189.
- Skov-Rackette SL, Miller NY, Shettleworth SJ (2006) What-where-when memory in pigeons. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* 32:345-358.
- Squire LR, Stark CEL, Clark RE (2004) The medial temporal lobe. *Annual Review of Neuroscience* 27:279-306.
- Steinvorth S, Levine B, Corkin S (2005) Medial temporal lobe structures are needed to re-experience remote autobiographical memories: evidence from HM and WR. *Neuropsychologia* 43:479-496.
- Suddendorf T, Corballis MC (1997) Mental time travel and the evolution of the human mind. *Genetic Social and General Psychology Monographs* 123:133-167.
- Suddendorf T, Busby J (2003) Mental time travel in animals? *Trends in Cognitive Sciences* 7:391-396.
- Suddendorf T, Addis DR, Corballis MC (2009) Mental time travel and the shaping of the human mind. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364:1317-1324.
- Suddendorf T, Corballis MC (2010) Behavioural evidence for mental time travel in nonhuman animals. *Behavioural Brain Research* 215:292-298.
- Tinklepaugh OL (1932) Multiple delayed reaction with chimpanzees and monkeys. *Journal of Comparative Psychology* 13:207-243.
- Tulving E (1972). Episodic and semantic memory. In Tulving & Donaldson (Eds.), *Organization of Memory* (pp.382-402). New York, NY: Academic Press.
- Tulving E (1984) *Précis of Tulving's Elements of episodic memory* (Oxford-University-Press, 1983). *Behavioral and Brain Sciences* 7:223-238.
- Tulving E (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology*, 26(1), 1-12.
- Tulving E (1993a). What is episodic memory? *Current Directions in Psychological Science*, 2, 67-70.
- Tulving E (1993b). Human memory. In Andersen, Hvalby, Paulsen, & Hökfelt (Eds), *Memory Concepts - 1993: Basic and Clinical Aspects* (pp. 27- 45). Amsterdam: Elsevier.
- Tulving E, Markowitsch HJ (1994) What do animal-models of memory model. *Behavioral and Brain Sciences* 17:498-499.
- Tulving E, Kapur S, Craik FIM, Moscovitch M, Houle S (1994) Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory - Positron emission tomography findings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91:2016-2020.
- Tulving E, Markowitsch HJ (1998) Episodic and declarative memory: Role of the hippocampus. *Hippocampus* 8:198-204.
- Tulving E (2002) Episodic memory: From mind to brain. *Annual Review of Psychology* 53:1-25.
- Vargha-Khadem F, Gadian DG, Watkins KE, Connelly A, VanPaesschen W, Mishkin M (1997) Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. *Science* 277:376-380.
- Wheeler MA, Stuss DT, Tulving E (1995) Frontal lobe damage produces episodic memory impairment. *J Int Neuropsychol Soc* 1:525-536.
- Wheeler MA, Stuss DT, Tulving E (1997) Toward a theory of episodic memory: The frontal lobes and autonoetic consciousness. *Psychological Bulletin* 121:331-354.
- Wilkie DM, Carr JAR, Siegenthaler A, Lenger B, Liu M, Kwok M (1996) Field observations of time-place behaviour in scavenging birds. *Behavioural Processes* 38:77-88.
- Yonelinas AP (2001) Components of episodic memory: the contribution of recollection and familiarity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 356:1363-1374.
- Zentall TR, Clement TS, Bhatt RS, Allen J (2001) Episodic-like memory in pigeons. *Psychonomic Bulletin & Review* 8:685-690.
- Zentall TR (2005) Animals may not be stuck in time. *Learning and Motivation* 36:208-225.
- Zentall TR, Singer RA, Stagner JR (2008) Episodic-like memory: Pigeons can report location pecked when unexpectedly asked. *Behavioural Processes* 79:93-98.
- Zhou WY, Crystal JD (2009) Evidence for remembering when events occurred in a rodent model of episodic memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:9525-9529.
- Zinkivskay A, Nazir F, Smulders TV (2009) What-Where-When memory in magpies (*Pica pica*). *Animal Cognition* 12:119-125.