

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
Katedra zoologie**



Kognitivní test pro hledání skrytých předmětů u primátů a ptáků

Bakalářská práce

Lucie Marhounová

**Školitelka: Mgr. Eva Landová, PhD.
Konzultant: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.**

Praha 2012

Abstrakt

Object permanence je kognitivní schopnost mentálně reprezentovat existenci a pohyb skrytých objektů. Tento fenomén se vyvíjí od narození v šesti stadiích, která následují vývoj senzomotorické inteligence. Nejen člověk, ale i další živočichové mají určitou představu o skrytých objektech a dosahují různých stupňů této schopnosti v závislosti na jejich životních strategiích. Tato práce shrnuje dosavadní výzkum fenoménu object permanence v dětské vývojové psychologii, ale zejména v živočišné říši, s důrazem na taxony, u kterých je tato schopnost nejlépe prozkoumána, a to u primátů a ptáků. Tato práce také rekapituluje typy kognitivních úloh využívaných ve výzkumu object permanence a srovnává metodiku experimentu u lidí, primátů a ptáků. Součástí práce je také odhad fylogenetické rekonstrukce ancestrálního stavu znaku pro object permanence a testování závislosti vývoje tohoto znaku s vybranými ekologickými faktory u primátů.

Klíčová slova: object permanence; kognice; inteligence; srovnávací metoda

Abstract

Object permanence is a cognitive ability to mentally represent the existence and the movement of hidden objects. This phenomenon is being developed since birth in six different stages following the development of the sensorimotor intelligence. Not only the humans but also the other animals possess a certain notion of hidden objects and acquire various degrees of this ability depending on their life strategies. This thesis summarizes the research conducted up to the present in the field of the object permanence within the infant developmental psychology, but particularly in the animal world with the emphasis on the taxa where this ability has been most researched, that is in primates and birds. This thesis also recapitulates the types of the cognitive tasks used in the object permanence research and compares the methods of experiments applied to the humans, the primates and the birds. Part of this thesis also involves a phylogenetic reconstruction estimate of the ancestral character status in terms of the object permanence and testing the progress dependence of such character in relation to the selected ecological factors in primates.

Keywords: object permanence; cognition; intelligence; comparative method

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně, a že jsem uvedla všechnu použitou literaturu a informační zdroje. Tato práce, ani její podstatná část, nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 7. 5. 2012

Podpis

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala zejména své školitelce Dr. Evě Landové za vstřícnost, odbornou pomoc a cenné rady v průběhu psaní této bakalářské práce. Dále bych chtěla velmi poděkovat doc. Danielu Fryntovi za přínosné rady a pomoc se statistickými výpočty. Děkuji také Mgr. Olze Šimkové za poskytnutí zpracovaných údajů o velikostech mozků primátů použitých v práci.

OBSAH

1. ÚVOD A CÍLE	1
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	2
2.1 TEORIE OBJECT PERMANENCE	2
2.2 VÝVOJ A VÝZKUM OBJECT PERMANENCE U DĚTÍ	2
2.3 VÝZKUM OBJECT PERMANENCE U ZVÍŘAT	4
2.3.1 Typy kognitivních úloh pro hledání skrytých předmětů	5
2.3.1.1 Diskuse metodiky	9
2.3.2 Evidence o object permanence u ptáků	11
2.3.2.1 Food-storing a hledání skrytých objektů u čeledi Corvidae	12
2.3.2.2 Ontogeneze object permanence u ptáků a savců	14
2.3.3 Object permanence u primátů	15
2.3.3.1 Poloopice a primátům příbuzné skupiny	16
2.3.3.2 Opice	16
2.3.3.3 Lidoopi	18
2.3.3.4 Ekologické faktory související se schopností object permanence	19
3. REKONSTRUKCE ANCESTRÁLNÍHO STAVU OBJECT PERMANENCE A TESTOVÁNÍ HYPOTÉZY O ZÁVISLOSTI S VYBRANÝMI EKOLOGICKÝMI FAKTORY	20
3.1 METODIKA	21
3.1.1 Testování hypotéz	21
3.1.2 Výpočet relativní velikosti mozku (residuálů)	25
3.2 VÝSLEDKY	26
3.2.1 Relativní velikost mozku	26
3.2.2 Extraktivní získávání potravy	27
3.2.3 Sociální organizace	27
3.3 DISKUSE	29
4. ZÁVĚR	32
5. POUŽITÁ LITERATURA	33
6. PŘÍLOHY	

1. Úvod a cíle

Ve světě, jak jej vnímají dospělí lidé, si objekty zachovávají svoji existenci a místo v prostoru i poté, co nám zmizí z dohledu nebo se přemístí. Schopnost reprezentovat tuto „trvalost“ v čase a prostoru se nazývá object permanence a je jedním ze základních principů, které se vytvářejí v raném sensomotorickém vývoji dítěte (Piaget 1952, 1954; Etienne, 1973). Tento koncept rozvinuli a studovali zejména vývojoví psychologové (Piaget, 1954; Bower, 1967; Harris, 1975). Z antropomorfního pohledu by se mohlo zdát, že těmto, pro nás samozřejmým vlastnostem objektů, rozumí i ostatní živočichové, ale na základě kognitivních výzkumů u zvířat se ukázalo, že většina druhů přežívá dobře bez této schopnosti (Krachun, Plowright, 2007). Etienne (1984) popsala typy reakcí na mizící kořist na různých zoologických úrovních. Mezi nejzákladnější uvedla stereotypní reakce živočichů, kteří svým chováním pouze zvyšují nebo snižují pravděpodobnost, že se znovu setkají s daným objektem, jak je tomu například u bezobratlých. Většina živočichů se učí asociativně se zpožděnou odpovědí hledat objekty, které v danou chvíli nevidí, ale nevykazují předvídaté chování při setkání s novými situacemi. Oproti tomu někteří vyšší savci a ptáci zvládají přizpůsobovat své hledání aktuální časoprostorovým situacím. Studium object permanence začalo od poloviny minulého století zasahovat i na pole kognitivního vývoje zvířat s cílem zjistit, kteří živočichové sdílejí tyto kognitivní kapacity s lidmi a z jakého důvodu se u nich vyvinuly (např. Dumas, Doré, 1989; Collier-Baker, Suddendorf, 2006).

Cílem této práce je jednak zrekapitulovat dosavadní poznatky o object permanence ve vývoji dětí, ale především se zaměřit na skupiny zvířat, které tuto schopnost, ačkoliv různě vyvinutou, mají. Dále tato práce srovnává dosahovaný stupeň object permanence u primátů a ptáků a také porovnává ontogenezi této kognitivní struktury. Dalším cílem je popsat typy úloh pro testování object permanence a srovnat metodiku experimentů. V poslední části věnujeme pozornost zejména ekologickým faktorům, se kterými by fenomén object permanence mohl souviset, s cílem vytvořit možnou fylogenetickou rekonstrukci ancestrálního stavu tohoto znaku u primátů, a dále pomocí korelačních analýz testovat závislost vývoje znaku object permanence s vybranými ekologickými faktory.

2. Literární přehled

2.1 Teorie object permanence

Teorii object permanence definoval v 50. letech 20. století Jean Piaget (1896-1980), švýcarský psycholog a přírodovědec, který strávil podstatnou část života studiem kognitivního vývoje dětí. Jak si na základě svých pozorování všiml, člověk od svého narození prochází dlouhým kognitivním vývojem, na jehož konci vnímá vlastnosti a vztahy mezi objekty, které jej obklopují, jinak, než v prvních letech svého života. Schopnost vnímat existenci nepozorovaných předmětů není vrozená, nýbrž se postupně vyvíjí na základě senzomotorického vývoje dítěte obvykle v průběhu prvních dvou let života (Piaget, 1952, 1954). Jean Piaget definoval object permanence (OP) jako schopnost porozumět tomu, že objekty nepřestávají existovat, když je nevidíme. Podle Piageta se object permanence vyvíjí v šesti stádiích, která jsou od sebe oddělena důležitými milníky v tom, jak děti chápou vztahy mezi objekty a jejich vlastnosti v prostoru. Object permanence je možné brát jako jeden ze základních kamenů pro kognitivní vývoj, neboť na jeho principu je de facto postaveno naše vnímání fyzikálního světa. Dítě postupně poznává, že předměty si i po zakrytí jiným předmětem zachovávají ty samé fyzikální a prostorové vlastnosti, jako před zakrytím, a stejně tak na ně působí stejná fyzikální pravidla (Baillargeon ex Granrud 1993). V šestém stadiu, a tedy plně vyvinuté schopnosti object permanence, dokáže dítě mentálně reprezentovat trajektorii skrytého objektu, a na základě nekompletní informace vydedukovat, kde se objekt nachází (Piaget, 1954).

2.2 Vývoj a výzkum object permanence u dětí

Piaget (1954) tvrdí, že pokud předmět, který dítě pozoruje, zmizí za jiný, přestane v tu chvíli pro dítě existovat a znovu existovat začne, až když jej opět uvidí. Tato situace je nejranějším stadiem OP a stojí na začátku vývoje senzomotorické inteligence. Object permanence se začíná vyvíjet během 4. až 8. měsíce života. Během devíti měsíců od narození projde kojeneček prvními třemi stadii, která jsou typická tím, že zpočátku nereaguje na pohyb objektů kolem něj (stadium 1), postupně začne vizuálně následovat pohyb objektu (stadium 2) a později se dítě zajímá pouze o částečně skrytý objekt (stadium 3), ale po objektech, které jsou zakryté celé, nepátrá. V následujícím období od 9. do 12. měsíce se vyvíjí 4. stadium, které se dělí na dvě fáze. V první je dítě schopné najít zcela skrytý předmět pouze v případě,

že během skrývání již iniciovalo pohyb k jeho získání (stadium 4a). Ve stadiu 4b již není potřeba tohoto pohybu. Během 4. stadia je pro všechny děti velmi typická chyba zvaná „A not-B error“, kdy dítě hledá stále v lokaci, ve které předtím úspěšně objekt našlo, ačkoliv experimentátor skryl objekt na jiné místo. Existuje několik hypotéz, proč je v tomto období fenomén „A-not-B error“ tak častý. Jednou z nich je, že nalezení objektu na správném místě je inhibováno tím, že si dítě vytvoří asociaci odměny s prvním místem, kde jí úspěšně objeví (Diamond, 1990). Další hypotéza se týká v tomto věku sice již ubývajícího, ale stále přetrvávajícího trendu egocentrismu, kdy dítě vnímá veškeré dění ve svém okolí jako vztažené pouze na sebe, neschopné oddělit pohyb objektu od vlastní akce (Piaget, 1954; Bremner 1978 ex. Baillargeon et al. 1985). Tudíž pokud dítě úspěšně objevilo objekt na předchozím místě a experimentátor ho poté přesunul na jiné místo, dítě inklinuje spíše hledat v místě, které je spojené s jeho předchozí akcí. Během stadia 5 (12-18 měsíců) se A-not-B error již neobjevuje (stadium 5a) a dítě zvládne úspěšně najít i objekt, který byl několikrát viditelně přemístěn a schován na různá místa (stadium 5b). Okolo dvou let se vyvíjí stadium 6, které vypadá v praxi tak, že dítě sleduje trajektorii skrytého předmětu (předmět se vloží nejprve do neprůhledné krabičky, v té se pak přemísťuje za zástěnami, načež po jeho schování je dítěti prezentována prázdná krabička, tzv. „invisible displacement“) a na základě toho určí konečnou lokaci předmětu. Podle Piageta se tedy dětský náhled na svět pohybujících se, mizících a znovu se objevujících objektů během těchto dvou let radikálně mění.

Na druhé straně se ale objevily studie, jejichž výsledky jsou v kontrastu s výsledky publikovanými Piagetem. Jedná se zejména o práce, které kritizují Piagetova pozorování za to, že jsou založená především na manuálním hledání a ptají se, proč si Piaget vybral jako počáteční bod vývoje object permanence dětskou ochotu a hlavně schopnost k tomu hledat skryté objekty (Baillargeon et al., 1985; Baillargeon, Graber, 1987). Tvrdí, že děti do devíti měsíců nehledají skryté objekty proto, že ještě nemají dostatečně vyvinuté senzomotorické schopnosti k tomu, aby byly schopné asimilovat přicházející vizuální informaci s koordinovaným pohybem k nalezení předmětu. Poukazují také na to (Baillargeon et al., 1985), že sám Piaget ve své publikaci z roku 1952 (*The origins of intelligence in children*) píše, že hlavní milník v rozvoji koordinovaných motorických schopností nastává okolo 9. měsíce. Čtvrté stadium se podle Piageta vyvíjí od 9. měsíce. Je tedy otázkou, zda není věk dosažení 4. stadia nastaven v experimentu právě neschopností vykonat ty úlohy, které vyžadují určitých motorických dovedností (Baillargeon et al., 1985). Baillargeon et al. ve svých pracích uvádí, že 4. stadium object permanence se vyvíjí podstatně dříve, a to již

kolem 3. měsíce života (Baillargeon, 1987; Baillargeon & Graber, 1987; Aguiar & Baillargeon, 2001). Nové experimenty, jak zjistit zda kojenci věří v existenci skrytého objektu, nebyly založené na manuálním hledání, ale na tom, zda děti porozumí tomu, že pevný objekt, který se pohybuje prostorem, nemůže obsadit místo jiného pevného objektu, který se tam v danou chvíli nachází („solidity principle“; Hauser 2001). Testy sestávaly z předvádění sérií fyzikálně možných a nemožných událostí podle výše popsaného principu, a reakcí dětí na tyto situace, které ukazovaly, zda těmto principům rozumí. Děti sledovaly desku, která se překlápěla dopředu a dozadu v úhlu 180°. Při očekávané události za ní byl postaven předmět, o který se deska při pohybu zpět zastavila a naopak v situaci nereálné deska skrz předmět prošla. Překvapená reakce dětí a naměření prodlouženého pozorování těchto neproveditelných událostí mělo podle Baillargeon a spol. ukázat, že dítě rozumí základnímu konceptu objektů a tedy i object permanence. Podle mého názoru je delší pozorování nereálných událostí poměrně nejednoznačným ukazatelem toho, zda dítě rozumí zachování existence zakrytého objektu, ačkoliv množství nových studií potvrzuje, že dítě začíná rozumět principům objektu již před 9. měsícem věku. Jak uvádí Piaget (1954) ve své publikaci, mezi 3. a 6. měsícem věku začíná dítě uchopovat předměty, na které se dívá a pomalu se koordinuje jeho vizuální svět s taktilním. Pokud je ovšem schopné manuálně hledat objekty, které jsou zakryté částečně, nabízí se otázka, proč by neschopnost objevit zcela zakrytý objekt měla být důsledkem sensomotorické nezralosti.

2.3 Výzkum object permanence u zvířat

Od doby, co se pole působnosti mnohých psychologů a vědců rozrostlo o studie zabývající se myšlením a rozhodováním také u zvířat, začaly se rozšiřovat i naše poznatky zejména v oborech, jako je srovnávací psychologie, neuropsychologie nebo kognitivní etologie. Piagetovy experimenty se ukázaly být využitelné i pro mezidruhové srovnávací studie v oblasti kognitivního vývoje zvířat, jejich porozumění určitým fyzikálním vlastnostem objektů v prostoru a čase, a také pro srovnání ontogeneze takovýchto kognitivních schopností (Doré, Dumas, 1987). Od 2. poloviny 20. století až do současnosti probíhají převážně výzkumy, jejichž cílem je zjistit dosahované stadium object permanence u vybraných skupin zvířat, ale existuje i několik prací o ontogenezi fenoménu object permanence napříč živočišnou říší (Gagnon, Doré, 1994; Pepperberg, Willner, 1997).

Schopnost OP byla zkoumána především u různých skupin primátů (např. de Blois, Novak, 1998; Call 2001), kdy autoři zjišťovali, zda se u primátů vyvíjí ve stejné sekvenci jako u dětí (Wise et al., 1974), a zda se u nich vyvíjí i 6. stádium. Evidence o této kognitivní struktuře máme i u psů (Triana & Pasnak, 1981; Gagnon, Doré, 1992), koček (Triana & Pasnak, 1981; Dumas, Doré, 1989), několika skupin ptáků (např. Pepperberg & Funk, 1990) a delfínů (Jaakkola et al., 2010).

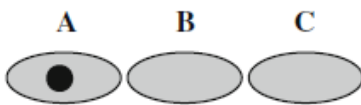
2.3.1 Typy kognitivních úloh pro hledání skrytých předmětů

Ve výzkumu object permanence u zvířat se používá několik typů kognitivních testů. Většinou jsou to analogy úloh, které vytvořil Piaget (1954), a které byly standardizovány, jako v případě testů, které popsali experimentální psychologové Užgiris & Hunt v roce 1975. Obvykle se test skládá ze 13 úloh (Wise et al., 1974). Prvních 5 úloh popisuje začátky vývoje senzomotorické inteligence a odpovídají stádiím 1-3, kdy testovaný subjekt začíná kombinovat senzorní a motorické reakce a spojuje je do koordinovaných a záměrných jednoduchých schémat (Piaget, 1952).

1. Rozpoznání známého objektu: Dva předměty umístíme do stejné vzdálenosti před subjekt, s jedním z předmětů je subjekt seznámen, druhý je nový. Po navázání pozornosti subjekt volí mezi těmito předměty.
2. Asimilace od pozorování k uchopování: Experimentátor drží objekt před očima testovaného, který by na základě pozorování objektu měl koordinovat svůj pohyb k jeho uchopení.
3. Asimilace od uchopení k pozorování: V této situaci je testovanému vložen do ruky předmět, přičemž jeho ruce jsou mimo jeho vizuální pole. Poté by měl subjekt směřovat zrak k předmětu, zatímco jej drží.
4. Akomodace na rychlé pohyby: Experimentátor drží objekt ve výšce před testovaným a následně upustí objekt tak, aby prošel jeho vizuálním polem. Subjekt by se v případě správné odpovědi měl podívat na zem, kam objekt dopadl.
5. Rekonstrukce celku z neúplného objektu: Objekt je zakryt tak, aby byla viditelná pouze jeho část. Kritériem úspěchu je manipulace s částečně skrytým objektem.

V dalších úlohách se pracuje se zcela zakrytým objektem, a tedy s již začínající schopností object permanence. Ve většině studií s vyššími primáty se po dosažení určitého věku zvířete testuje až od úlohy 6, která odpovídá 4. stadiu, pokud se tedy nejedná o srovnávací studii rané ontogeneze senzomotorické inteligence. Design úloh podléhá určitým změnám od práce k práci, ale základní úlohy jsou následující (podle de Blois, Novak, 1994):

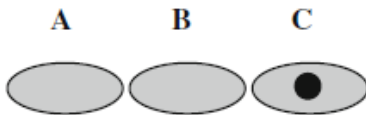
6. Objekt skrytý opakovaně na jedno ze tří míst (*Single visible displacement*): Před zvířetem se nacházejí tři zástěny a objekt je schováván opakovaně např. pouze do místa A.



obr. 1 (Deppe et al., 2009)

Kritérium úspěchu: Odkrytí správné zástěny.

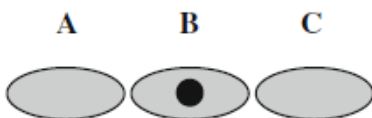
7. Objekt skrytý na jiné ze tří možných míst (*Sequential visible displacement*): Pokud byl například v úloze 6 objekt schován do místa A, nyní byl schován do místa B nebo C. V určitém věku zde dochází k typickému „A-not-B error“.



obr. 2

Kritérium úspěchu: Odkrytí správné zástěny.

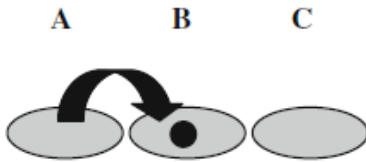
8. Objekt skrytý náhodně na jedno ze tří míst (*Alternate single visible displacement*): Stejně jako v úloze 7, objekt je několikrát schován za zástěny A, B nebo C.



obr. 3

Kritérium úspěchu: viz úloha 7

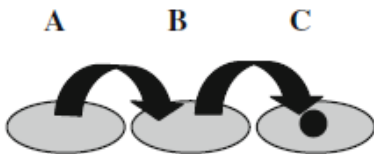
9. Přemísťování objektu postupně do dvou míst (*Successive visible displacements*): Během jednoho pokusu je objekt schován např. do místa A, a následně do místa B nebo C.



obr. 4

Kritérium úspěchu: Nalezení objektu za správnou zástěnou.

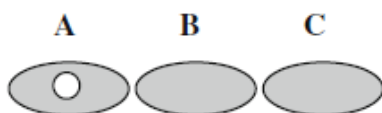
10. Přemísťování objektu postupně do tří různých míst (*Successive visible displacements*): Během pokusu navštíví objekt dvě různé zástěny, než je skryt za třetí.



obr. 5

Kritérium úspěchu: Nalezení objektu za správnou zástěnou.

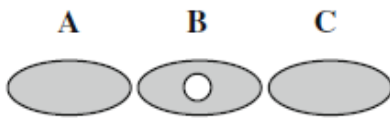
11. Objekt skrytý na jedno místo neviditelně (*Single invisible displacement*): Objekt je vložen do neprůhledného kontejneru. Kontejner se pohybuje za jednu ze zástěn, kde objekt kontejner opustí. Ten je následně ukázán testovanému zvířeti jako prázdný a je přesunut vedle zástěny.



obr. 6

Kritérium úspěchu: Hledání přímo za správnou zástěnou nebo nejprve v kontejneru a poté za správnou zástěnou.

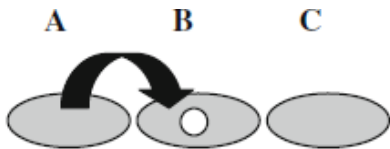
12. Objekt skrytý na jedno ze tří míst neviditelně (*Sequential invisible displacement*): Stejně jako v úloze 7, přičemž objekt je přemísťován v neprůhledném kontejneru.



obr. 7

Kritérium úspěchu: viz úloha 11

13. Přemísťování objektu postupně do dvou nebo tří míst neviditelně (*Successive invisible displacements*): Stejně jako v úloze 9 a 10, s použitím transparentního kontejneru.



obr. 8

Kritérium úspěchu: viz úloha 11

Autoři zabývající se studiem object permanence u ptáků využívají zejména analogy dětských testů podle Užgiris & Hunt (1975), které byly u zvířat přizpůsobeny tak, aby pro ně byly motoricky řešitelné a přirozené jejich způsobu života. Tyto standardizované testy jsou sérií 15 úloh, které následují jednotlivá stadia. Jsou rozdělené do pěti skupin, a to:

1. Optické následování pomalu se pohybujícího objektu
2. Hledání objektu skrytého za jednu zástěnu
3. Hledání objektu skrytého viditelně postupně za více zástěn
4. Jednoduché „invisible displacement“
5. Vícenásobné „invisible displacements“

První skupinou úloh (skupiny úloh 1-3) jsou tzv. „visible“ testy, kdy subjekt hledá po objektech skrytých za jedno nebo postupně za více míst, přičemž je žádoucí, aby viděl objekt v průběhu jeho přemísťování. Call (2001) ve své studii píše, že jelikož zvíře vidí, kde objekt zmizel, může si jednoduše zapamatovat místo, kde se nachází, což ovšem nedemonstruje mentální reprezentaci, a k tomu, aby se dokázala právě schopnost mentálně

reprezentovat pohyb skrytého objektu, je třeba, aby experimentátor předložil zvířeti nekompletní informaci, ze které bude schopné vyvodit úsudek o lokaci objektu. Zvládnutí stadia 6 tedy vyžaduje vyřešení tzv. „invisible“ testů (skupiny úloh 4-5), kdy subjekt nevidí pohybující se objekt přímo, neboť je nejprve před očima zvířete vložen do neprůhledné krabičky, a i s ní je přemísťován za zástěnami. Každá úloha je stupňovaná od ukryvání objektu do jednoho místa, přes skrývání náhodně do jednoho ze dvou či tří možných míst, až po postupné několikanásobné přemísťování, kdy by subjekt měl být schopen reprezentovat existenci skrytého objektu a následně rekonstruovat jeho trajektorii.

Soubor úloh podle Užgiris a Hunt (1975) je využitelný pro mezidruhové testování, neboť se jednotlivé úlohy dají jednoduše upravit podle ekologických a fyziologických nároků daného zvířete. Mnozí autoři využili tento design právě proto, že jí lze použít jak pro sledování vývoje object permanence v ontogenezi, stejně tak ale i u dospělých jedinců, u kterých chceme zjistit konečné stadium (Pepperberg, Funk, 1990). Pepperberg a Funk (1990) dále píší, že tyto testy umožňují jemnější zařazení v rámci jednotlivých stádií. Někteří autoři však pochybují nad tím, zda tyto testy skutečně kvantifikují určitý level kognitivní schopnosti, anebo spíše měří stupeň dovednosti v procesech učení, paměti a tréninku (Dore & Dumas, 1987; Jaakkola et al., 2010). Pepperberg a Funk (1990) ale tvrdí, že díky jednotné metodice ovlivní efekt tréninku, paměti a učení zvířata stejnoměrně. Stejně podmínky také zabraňují různým odchýlkám v jednotlivých kognitivních laboratořích, které často podmiňují nejednoznačné výsledky ve srovnávacích studiích. Tyto testy jsou však téměř totožné s těmi, které se používají u dětí či primátů, navíc by se k nim ovšem měly přidávat kontrolní úlohy, které by zamezily vlivu alternativních strategií (viz níže), což v experimentech u ptáků bohužel většinou chybí.

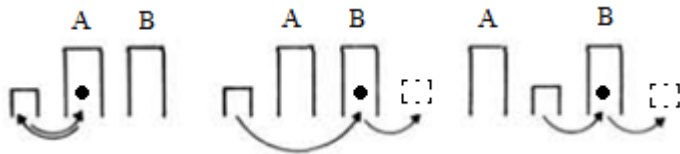
2.3.1.1 Diskuse metodiky

Největším problémem srovnávacích studií o object permanence je bezesporu metodika jednotlivých prací, která je nejen velmi rozdílná, ale často obsahuje metodické chyby, či naopak nemá dostatečné kontroly k tomu, abychom mohli výsledky takovýchto prací hodnotit jako spolehlivé (Doré, Dumas, 1987). V mnoha studiích je zavádějící příliš vysoký počet pokusů v jednotlivých úlohách, obzvláště když lze pozorovat trend zvětšujícího se počtu úspěchů s počtem pokusů, což indikuje naučené hledání (Doré, Dumas, 1987). Při testování schopnosti OP není žádoucí předchozí učení a nejvíce vypovídajících je právě několik prvních

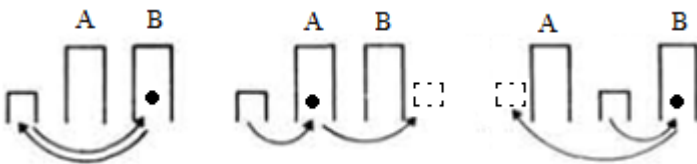
opakování úlohy, ideálně okolo 3-8 opakování, ačkoliv mnoho především starších studií vyhodnocovaly z desítek či stovek pokusů, u kterých se pak odrazil efekt naučeného hledání (např. Snyder et al. 1978 ex. Dumas, Dore, 1987; Wise et al., 1974). Důležité je také pozorovat, jestli zvíře chybuje pouze v prvních pokusech nebo dělá chyby náhodně během celého pokusu. Zvíře se navíc může jevit jako úspěšné, ačkoliv hledalo předmět pouze na základě preference polohy určitého boxu. Další otázkou je, jakou roli v úspěšnosti hrají pachové stopy či různé optické nápovědy ze strany experimentátora. Zejména u psů a koček bylo potřeba zjistit, do jaké míry používají zvířata při hledání u takovýchto úkolů čich a na kolik to ovlivní jejich výsledek. Triana & Pasnak (1981) a Gagnon & Doré (1992) testovali významnost pachových stop u psů. Počet chyb se podle nich významně nelišil při nahrazení potravní odměny hračkou nebo jiným předmětem a statisticky vyšlo, že čich nebyl příčinou úspěšného vyřešení „invisible displacements“. Rovněž u ptáků a primátů přidávali výzkumníci kontrolní testy, které by eliminovaly možnost hledání objektu na základě olfaktorických stop, případně označili pachem všechny části aparatury (Salwiczek et al., 2009; Deppe et al., 2009). Kromě olfaktorických stop brali někteří autoři v potaz také možnost, že se zvíře může do jisté míry rozhodovat na základě náznaků od experimentátora, například díváním se do místa, kde je objekt ukrytý. K odfiltrování této možnosti používali experimentátoři v kontrolních testech sluneční brýle (Pepperberg, 1997; Hoffmann, Rüttler, 2011).

K tomu, aby výsledky byly spolehlivé, je však také potřeba zamezit vlivu hojně používaných alternativních asociativních strategií (Natale et al, 1986), které způsobují, že výsledky nehodnotí object permanence, ale spíše schopnost prostorové orientace a učení. Někteří autoři (Natale et al, 1986; Collier-Baker et al., 2004, 2006) poukazují na to, že pouhé zvládnutí testů pro šesté stadium object permanence ještě nezaručuje, že zvíře mentálně reprezentuje dráhu skrytého předmětu, neboť tyto úlohy se dají vyřešit i jinými, ne-reprezentativními, cestami. Mezi obvyklé alternativní strategie, které zvířata při hledání používají, patří pravidlo: „hledej v posledním boxu, kterého se experimentátor dotkl“ (de Blois, Novak, 1994; Collier-Baker et al., 2004), které se dá jednoduše odfiltrovat tím, že po ukrytí objektu nadzvedneme ještě jinou ze zástěn. Natale et al. (1986) si také při srovnávání makaků a gorily v testech na 6. stadium všimli, že makakové, na rozdíl od gorily, hledali ve většině případů za zástěnou, která sousedila s odloženým transparentním boxem, ve kterém byl objekt přemístován (lineární test). Pokud tedy například ze tří možných zástěn nechali objekt za zástěnou vlevo, následně prezentovali makakům prázdný kontejner a odložili ho

vedle zástěny vpravo (ne-lineární test), makakové začali nesprávně hledat za pravou zástěnou (Natale et al., 1986), viz obr. 9-10.



obr. 9 Lineární testy. Prázdný kontejner je po ukrytí objektu za jednu ze zástěn vždy odložen tak, aby sousedil se zástěnou, za kterou se objekt nachází. (Podle Natale et al., 1986)



obr. 10 Ne-lineární testy. Prázdný kontejner se pohybuje za jednu ze zástěn, a po ukrytí objektu je odložen vedle zástěny druhé (nesousední), ve které se objekt nenachází.

Pro spolehlivé vyhodnocení schopnosti OP je důležité zejména neovlivnit fázi pre-tréninku a také samotný experiment efektem učení, a proto je pro testování OP vhodnější menší počet pokusů. Standardní typy kognitivních úloh se většinou mezi sebou příliš neliší. Většina autorů zdůrazňuje důležitost používání kontrolních úloh, které by pomohly rozpoznat orientaci na základě čichových nebo vizuálních nápověd, preferenci určité lokace, či používání alternativních strategií.

2.3.2 Evidence o object permanence u ptáků

Zpočátku se zaměřovaly studie object permanence spíše na savce a to zejména na primáty. Životní strategie některých skupin ptáků a jejich vyšší kognitivní schopnosti ale poukazují na to, že se co do schopnosti object permanence můžou mnohým primátům rovnat. Jedná se zejména o čeledi Corvidae (Hoffmann et al, 2011) a Psittacidae (Pepperberg, Funk, 1990; Pepperberg, 1997). První evidence testů týkajících se hledání skrytých objektů jsou ale již z roku 1973, kdy Etienne pozorovala reakce domestikovaných kuřat na mizící kořist. Většina kuřat reagovala útekovými reakcemi nebo vydávala tzv. „distress calls“. Aktivnější jedinci hledali za jednou ze zástěn, nezávisle na tom, kde viděli červa zmizet, nebo hledali v prostoru mezi zástěnami. Kuřata se po několika experimentech naučila najít červa za zástěnou, a po jeho nalezení pokračovala dál za další zástěnu, kde hledala další potravu.

Hledání skryté potravy v tomto případě bylo spíše asociativní učení (Etienne, 1973). Kuřata tedy zřejmě mohou dosahovat stadia 2-3, ale nereprezentují existenci zcela skrytých objektů.

Do jisté míry zvládají object permanence hrdličky (*Streptopelia risoria*), které jsou schopné vyhledat zcela zakrytý předmět, pokud ovšem již během skrývání iniciovaly pohyb k jeho získání, což odpovídá stadiu 4a (Dumas, Wilkie, 1995). Jiný typ experimentu, při kterém potrava viditelně mizela, byl vyzkoušen s holuby (*Columba livia*). Holubi měli hledat potravu ve víceramenném bludišti, které v prvním případě obsahovalo průhledná okénka a mezery, ve druhém nikoliv (Krachun, Plowright, 2007). Holubi snadněji nacházeli potravu, pokud s ní měli po celou dobu vizuální kontakt a volili také nejkratší cestu. V experimentu, kde tato okénka chyběla, nehledali holubi potravu nejkratší cestou. Krachun & Plowright (2007) dále uvádí, že v jejich dřívějších experimentech holubi ztratili zájem hledat potravu i v případě, že během skrývání byli již v pohybu.

Poměrně dobře prozkoumaným taxonem na problém object permanence jsou papoušci, jakožto jedna z nejvíce studovaných čeledí v inteligenčních testech (Pepperberg, Funk, 1990; Pepperberg, Willner, 1997). Irene Pepperberg, zabývající se dlouhodobě kognitivními schopnostmi papoušků šedých, u nich jako první zjišťovala vývoj object permanence, a demonstrovala tím, že se nejedná o schopnost vlastní pouze savcům. Papoušek šedý (*Psittacus erithacus*) zvládl všechny standardní testy podle Užgiris & Hunt (1975) a dosahuje tedy šestého stadia object permanence (Pepperberg, 1997). Podle Pepperberg & Willner (1997) dokonce zvládl papoušek šedý přeskočit 2 úlohy a bez předchozí zkušenosti s nimi zvládnout úlohy komplexnější, což ukazuje, že pravděpodobně nebyl ovlivněn efektem učení v postupném tréninku. Stadium 6 bylo podle následujících studií pozorováno také u druhů *Ara maracana*, *Nymphicus hollandicus* (Pepperberg, Funk 1990) a u *Cyanoramphus auriceps* (Funk, 1996). Podle některých kritik to ovšem nemusí znamenat schopnost mentální reprezentace, neboť testy od Užgiris & Hunt (1975) neobsahují kontroly, které by vyloučili používání asociativních strategií, a tudíž není jisté, zda se ptáci neřídili pravidlem „poslední navštívený box“ (Gagnon and Doré 1994; Jaakkola, 2010).

2.3.2.1 Food-storing a hledání skrytých objektů u čeledi Corvidae

K food-storingu, tedy shromažďování si potravy do skrýší, je zapotřebí kognitivních schopností, které umožňují detekovat skrýše i velmi dlouhou dobu po ukrytí, či přemísťovat potravu mezi skrýšemi. Autoři zabývající se object permanence u krkavcovitých ptáků

vycházejí z toho, že food-storing se schopností object permanence souvisí, což bylo u mnoha druhů také potvrzeno (Pollok et al., 2000; Zucca et al., 2007; Salwiczek et al, 2009; Hoffmann et al, 2011). Jedná se o ptáky, kteří mohou během života využívat až tisíce různých skrýší, přičemž bylo zjištěno, že je mohou znovu vybírat po několika dnech, ale i po několika měsících, jako například někteří krkavcovití (Kamil & Balda, 1985) nebo některé rody z čeledi Paridae (Sherry, 1989; Štorchová et al., 2010).

Zucca et al. (2007) testovali object permanence u sojky obecné (*Garrulus glandarius*). Sojky si potravu ukládají po celý rok, ale více během podzimu a zimy, kdy také skrýše opouští na delší dobu. Zucca et al. ve své práci předpokládají, že u food-storujících ptáků můžeme očekávat dosažení minimálně 4. stadia, jelikož ptáci o ukryté potravě vědí, ačkoliv jí vizuálně nepozorují. U sojek predikovali i dosažení stadia 5 s hypotézou, že je pro sojky výhodné vědět, které skrýše již byly vybrány, a ve kterých ještě žaludy a semínka jsou. Navíc si sojky svojí potravu často přemísťují. Cílem této studie bylo zjistit, jestli jsou dospělé sojky schopné 6. stadia object permanence. K otestování svých hypotéz použili standardizované testy od Užgiris & Hunt (1975). Sojky zvládly všech 15 úloh a podle Zucci a spol. tedy dosahují plně vyvinuté object permanence. Dosažení 5. stadia bylo prokázáno také u strak obecných (*Pica pica*), jak publikovali Pollok et al. v roce 2000, ovšem stadium 6 u nich není jednoznačně dokázané, neboť testování jedinci měli s úlohami na 6. stadium značné problémy. Pollok et al. (2000) uvádí, že to může být zapříčiněno tím, že straky si na rozdíl od sojek schovávají méně potravy a jejich skrýše jsou krátkodobou záležitostí maximálně několika dní.

Food-storující je celá skupina Corvidae (Štorchová et al., 2010), liší se pouze intenzitou shromažďování potravy. Pokud schopnost object permanence s food-storingem souvisí, můžeme predikovat, že celá tato skupina dosahuje minimálně stadia 4, neboť je pro ně nezbytné vědět o existenci skrytých objektů. Pro druhy, které ukládají potravu intenzivněji a na více míst je zapotřebí i schopnosti stadia 5, neboť tyto ptáci, jako v případě sojky obecné (viz výše), si nesou informaci o již vybraných skrýších a také o potravě, kterou si přemístili.

Schopnost object permanence byla zatím testována pouze na typických laboratorních ptačích modelech či na druzích s vyššími kognitivními schopnostmi a kvůli malému souboru otestovaných skupin zatím nemůžeme spolehlivě tedy predikovat evoluci tohoto znaku u ptáků. Na základě dostupných informací je ale možné, že bazálně není tato schopnost u ptáků plně vyvinutá, neboť jedinci z řádů Galliformes či Columbiformes dosahují maximálně 4.

stadia OP (Dumas, Wilkie, 1995; Krachun, Plowright, 2007). Naproti tomu zástupci fylogeneticky odvozenějších skupin, jako sesterské řády Psittaciformes a Passeriformes dosahují vysokých stadií OP (viz příloha, obr. 16). Tyto skupiny ale celkově dosahují vyšších kognitivních schopností než většina ostatních ptáků, je pro ně typické např. používání nástrojů či výroba nástrojů, shromažďování potravy, episodic-like memory a mají také relativně větší mozek než další ptačí skupiny (Emery, Clayton, 2004).

2.3.2.2 Ontogeneze object permanence u ptáků a savců

Několik studií se věnovalo také srovnání vývoje schopnosti object permanence mezi jednotlivými čeleděmi ptáků a mezi ptáky a savci. Podle Piageta (1952/1954) probíhá vývoj senzomotorické inteligence dětí (a s ní spojený i vývoj object permanence) v pevně zakotveném pořadí, kdy nedochází k přeskokování stadií a zdá se, že tuto fixní sekvenci až na výjimky následují i ostatní savci a ptáci (Zucca et al., 2007). U kakariki žlutočelého (*Cyanoramphus auriceps*) bylo ale pozorováno, že jedinci zvládli dříve vyřešit jednodušší úkoly na 6. stadiu než úkoly na postupné viditelné přemísťování v rámci 5. stadia (Funk, 1996). Stejně tak tomu bylo také v případě vrány obecné (*Corvus corone*), jak uvádí Hoffman (2011). Dalším zajímavým zjištěním vyplývajícím z těchto srovnávacích studií je to, že A-not-B error se u mnohých taxonů vůbec nevyskytuje. Stejně jako děti, dělají tuto chybu primáti (např. de Blois, Novak, 1998; Hall-Haro et al., 2008) a papoušci (Pepperberg, Funk, 1990; Funk, 1996), ovšem u koček a psů nebyl A-not-B error pozorován (Dumas, Doré, 1989; Gagnon, Doré, 1994). Zajímavá situace je u krkavcovitých, jelikož druhy sojka obecná (*Garrulus glandarius*) a straka obecná (*Pica pica*) tuto chybu před zvládnutím stadia 5 nevykazovaly (Pollok et al., 2000; Zucca et al., 2007), což vysvětlovali autoři vlastnostmi souvisejícími s food-storingem, konkrétně vysokou odolností vůči vyrušení. Tato teorie ale nevysvětluje, proč druhy *Corvus corax* a *Corvus corone*, rovněž intenzivně food-storující, A-not-B error naopak vykazovaly (Bugnyar et al. 2007; Hoffmann et al., 2011). Hoffmann et al. (2011) se domnívají, že spíše než s food-storingem, odráží A-not-B error zranění určitých řídicích funkcí.

V čem se ptáci od savců ve vývoji OP zásadně liší, je rychlost vývoje této kognitivní struktury. U ptáků probíhá vývoj OP mnohem rychleji než u savců. Papoušek šedý dosáhl 6. stadia již ve 22 týdnech (Pepperberg, Willner, 1997), srovnatelně s kakarikim žlutočelým (Funk, 1996). Ptáci shromažďující potravu dosahují 5. stadia OP také poměrně brzo

ve srovnání se savci, neboť začátek food-storingu a časné osamostatnění u nich vyžaduje zralost této kognitivní schopnosti již v brzkém věku, např. v případě straky obecné (*Pica pica*) je food-storing vyvinut ve věku 55 dnů a stadium 5 se u nich objevilo okolo 9. týdne (Pollok et al., 2000). Skutečnost, že vývoj OP začíná u ptáků dřív a zároveň rychleji dosahují jednotlivých stadií, vysvětluje Pepperberg (1997) tím, že mláďata savců sají mléko z relativně stabilních struků, přičemž používají k nalezení i svůj čich a nemusí soupeřit o výživu tolik jako ptáci v hníždě, kteří čím dříve dokážou následovat zobák rodiče (stadium 2), tím lépe.

Porovnáme-li vývoj object permanence mezi savci, nejrychleji se vyvíjí kočky a psi, u kterých se čtvrté stadium objevuje již okolo 5. týdne (Dumas, Doré, 1989; Gagnon, Doré, 1992). Lidoopi dosahují jednotlivých stadií rychleji než děti, ačkoliv konečného 6. stadia dosáhnou ve zhruba stejném věku jako člověk. Oproti dětem a lidoopům probíhá vývoj rychleji u makaků a dalších opic, ale s komplikovanějšími úlohami se vývoj OP zpomaluje a většina z nich nedosahuje 6. stadia (Redshaw 1978, Bergeron 1979 ex. Gagnon, Doré, 1994; de Blois, Novak, 1994).

2.3.3 Object permanence u primátů

Ačkoliv prací, které se zabývají srovnáváním různých aspektů fenoménu object permanence u různých živočichů, bylo do současnosti napsáno mnoho, stále chybí odpovědi na velké množství otázek. Je schopnost mentální reprezentace vlastní pouze primátům? Jak moc se liší kognitivní schopnosti poloopic, opic a lidoopů? A jaké faktory hrají hlavní roli v evoluci této kognitivní schopnosti? Od doby, co začaly studie schopnosti object permanence pokrývat široké spektrum živočišných druhů, objevilo se mnoho nejasností, a to i v základech Piagetovy teorie (viz kapitola 2.2, Baillargeon et al., 1985; Aguiar, Baillargeon, 2002).

Dosavadní poznatky o object permanence u primátů jsou dosud poněkud rozporuplné. Ačkoliv máme evidence z řad lidoopů, opic i poloopic, fylogeneze této kognitivní struktury je nejasná. Nejvíce je podporována domněnka, že přechod z 5. stadia, které nevyžaduje žádné deduktivní schopnosti, na 6. stadium vyžadující mentální reprezentaci, se mohl objevit brzy ve fylogenezi opic a lidoopů, a že zvládnutí testů na „invisible displacements“ je záležitost pouze lidoopů (Call, 2000; Gabel et al., 2009; Tomasello, Call, 1997), přestože výsledky několika prací ukazují, že i některé z opic nového světa dosahují výsledků srovnatelných s lidoopy (např. Mendes, Huber, 2004; Schino et al., 1990). Podat relevantní srovnání schopnosti object permanence mezi různými druhy je složité, neboť u mnoha prací schází

kontroly, které by odlišily schopnost object permanence od používání asociativních strategií při hledání (Natale et al., 1986; Mallavarapu, 2009). Obecně se předpokládá, že všichni primáti sdílejí schopnost 4. stadia a vyšší primáti i 5. stadia (Tomasello, Call, 1997). Tomasello & Call (1997) současně ale konstatují, že dělat obecné závěry je předčasné, protože je třeba získat informace od více druhů.

2.3.3.1 Poloopice a primátům příbuzné skupiny

V roce 1964 testovala Alison Jolly u tan a poloopic schopnost manipulace s objekty v jednoduchých problémech. Nejednalo se o typické úlohy testující object permanence, ovšem jeden z problémů spočíval v odkrytí víčka transparentní nádoby za účelem získání potravy v ní ukryté, což by odpovídalo stadiu 4. Zajímavý na této studii je neúspěch lori štíhlého (*Loris tardigradus*) v této úloze (Jolly, 1964), což by poukazovalo na to, že jeho horní limit je 3. stadium. Lori štíhlý je ale velmi specializovaný primát (Jolly, 1964) a je možné, že problém spočíval v designu úlohy, na který nejsou manipulativní schopnosti loriho adaptované (Tomasello, Call, 1997). V této úloze naopak úspěšly tany (*Tupaia glis*) a komby (*Galago senegalensis*), ovšem nemůžeme vyloučit olfaktorickou orientaci. Další studovanou skupinou poloopic je čeleď lemurovitých. V práci od Deppe et al. (2009) byl piagetovský test předložen druhům *Eulemur fulvus rufus*, *E. mongoz*, *Lemur catta* a *Hapalemur griseus*. Lemuři byli úspěšní ve visible testech, naopak v invisible testech dělali velké množství chyb, což u nich naznačuje na stadium 5b. V jiné studii, ve které byl testován mimo jiné vari černobílý (*Varecia variegata*) se ukázalo, že po přidání kontrolních visible testů nebyla většina schopna vyřešit úlohy na 5. stadium, neboť se patrně řídili pravidlem hledat v naposledy navštíveném boxu (Mallavarapu, 2009). Podle Deppe et al. (2008) je toto stadium pro lemury dostačující v kontextu získávání potravy, která je stacionární.

2.3.3.2 Opice

Hodnocení problému object permanence je u vyšších primátů obtížné. Studií, které by jednoznačně kvantifikovaly dosažené stadium této schopnosti u vyšších primátů, kupodivu mnoho není. Je to hlavně kvůli metodologické nejednotnosti jednotlivých prací, která vede k nejasným a rozdílným výsledkům. Zřejmě je to v případě studií object permanence na makacích. Wise et al. (1974) ve své práci uvádí, že makakové (*Macaca mulatta*) zvládli testy na všechna stadia, tedy i včetně „invisible“ testů. Wise et al. (1974) ale dále píše, že

kromě jedné výjimky nebyl v prvním sezení žádný z makaků úspěšný v 8 z 10 pokusů, což bylo autory stanovené kritérium splnění. To nevylučuje možné empirické učení (de Blois, Novak, 1994). Kontrolní testy k odlišení používání jednoduchých pravidel od mentální reprezentace nebyly zvířatům předloženy. Při pozdějším opětovném testování na makacích (*Macaca fascicularis*, *M. mulatta* a *M. fuscata*), s využitím těchto kontrolních testů došli mnozí autoři k výsledkům, které naznačují, že makakové mají nanejvýš 5. stádium object permanence a v testech na 6. stádium jsou neúspěšní (Natale et al., 1986; Schino et al., 1990; de Blois, Novak, 1994).

Na rozdíl od předchozích experimentů však existují také nově využívané metody, které rovněž testují, zda jsou zvířata schopná reprezentovat pohyb „neviditelného“ objektu, ovšem využívají k tomu zcela jiný design úloh. Jsou založené na pozorování různých situací na displeji (Filion et al., 1996; Hall-Haro et al., 2008). V těchto computerizovaných testech makak sleduje objekt pohybující se po lineární dráze na obrazovce. V určitou chvíli objekt zmizí, ale dál se pohybuje po trajektorii, načež se znovu objeví. Makakům se při této simulaci snímají pohyby očí, tedy především, zda po zmizení objektu pokračuje jejich pohled po předpokládané dráze. Jak uvádí Hall-Haro et al. (2008) ve své práci, dospělé opice vykazovaly předvídající pohyby očí, zatímco mláďata nikoliv, což podle nich demonstruje, že makakové jsou schopni reprezentace stimulu, který se přemísťuje neviditelně.

Podle Gabel et al. (2009) dosahuje 5. stadia také mandril (*Mandrillus sphinx*). Nejasná situace je ale ve skupině ploskonosých opic. Zatímco chápán hnědý (*Oreonax flavicauda*) a saimiri (*Saimiri sciureus*) byli úspěšní pouze ve „visible“ testech (Mathieu et al., 1976; de Blois, Novak, 1998), u rodů *Saguinus*, *Cebus* a *Callithrix* jsou výsledky různé. Jelikož někteří autoři předpokládají, že skutečná reprezentace skrytého pohybujícího se předmětu je výsadou lidoopů, kritizují studie přicházející s odlišnými výsledky za nesprávnou metodiku (např. Fedor et al., 2008) a uvádí, že opice si vytvářejí ne-reprezentativní strategie, volí mezi zástěnami náhodně, či preferují jednu ze zástěn (de Blois, Novak, 1994). Je pravda, že starší studie založily svá tvrzení na příliš vysokém počtu pokusů, v průběhu kterých byl úspěch zvířat jistě ovlivněn procesem učení – např. studie autorů Wise et al. (1974), Mathieu et al. (1976).

Studie na kosmanech bělovousých (*Callithrix jacchus*) ukázala, že existují značné rozdíly v úspěšnosti i v rámci druhu (Mendes, Huber, 2004). Z 11 jedinců měli totiž pouze dva vysoké skóre u „invisible“ testů, což vypovídá o rozdílnosti individualit v kognitivních

schopnostech. V této studii provedli experimentátoři kontrolní testy k vyloučení možnosti, že se kosmani při hledání řídí pouze preferencí určitého boxu, ale přesto nemůžeme vyloučit, že se mohli řídit i jinými strategiemi, které by zkreslily výsledky. Dalším druhem jihoamerických opic, které na základě výsledků dosahují 6. stadia object permanence jsou tamarini pinčí (*Saguinus oedipus*). Jak publikovali v roce 2003 Neiworth et al., většina testovaných tamarinů zvládla všechny úlohy, kromě kontrolního testu na postupné neviditelné přemístění. V jiné práci zabývající se vlivem tzv. „gravity bias“ na úspěšnost tamarinů v úlohách na neviditelné přemístování ve vertikální linii, autoři uvádí, že ve stejných úlohách, kde bylo přemístování horizontální, byli tamarini úspěšnější, ačkoliv soubor jedinců jako celek obecně nebyl příliš úspěšný na žádnou z variant (Hauser et al., 2001). Posledním dosud otestovaným druhem ze skupiny ploskonosých opic je malpa hnědá (*Cebus apella*). Podle Schino et al. (1990), dosahuje také malpa 6. stadia object permanence a uspěla i v kontrolních testech proti používání ne-reprezentativních strategií. Podle autorů tedy malpa v těchto testech, na rozdíl od makaka, používala k hledání mentální reprezentaci. Později zopakovaný výzkum na malpách však tyto výsledky nepotvrdil (Dumas, Brunet, 1994) a konečné stadium object permanence u nich zůstává nevyřešené.

V pracích, které testují 6. stadium u opic se mnohdy jedná pouze o jednoho či dva jedince ze souboru, kteří uspěli, jak je tomu např. v experimentu s kosmany (Mendes, Huber, 2004). Avšak na základě tzv. „power studies“, jak uvádí např. Triana & Pasnak (1981), můžeme konstatovat, že pokud alespoň nějaký z jedinců zvládl stadium 6, tedy reprezentovat pohyb neviděného předmětu (a byly vyloučeny asociativní strategie), vyvinuly se patrně příslušné kognitivní kapacity, ačkoliv je možné, že většina jedinců daného druhu sdílí nejspíš maximálně stadium 5.

2.3.3.3 Lidoopi

Otázka, zda lidoopi s lidmi sdílejí schopnost object permanence se intenzivně studuje již přes půl století a většina dosavadních výsledků hovoří pro tuto hypotézu. Prvními testovanými primáty v standardních úlohách byli šimpanzi, kteří zvládali vyřešit všechny problémy velmi dobře, s výjimkou postupných neviditelných přemístování mezi nesousedícími boxy, která dělala potíže i orangutanům a dětem ve věku 26 měsíců (Call, 2001). I mnoho dalších studií podporují tvrzení, že šimpanzi mají plně vyvinutou schopnost object permanence (např. Wood et al., 1980; Collier-Baker et al., 2006; Collier-Baker,

Suddendorf, 2006) stejně jako gorily (Natale et al., 1986; Mallavarapu, 2009) a orangutani (de Blois, Novak, 1998; Call, 2001; Mallavarapu, 2009). V nedávné studii s gibbony se ukázalo, že nedosahují tak dobrých výsledků jako ostatní lidoopi (Fedor et al., 2008). Testovali se jedinci rodů *Nomascus*, *Hylobates* a *Symphalangus*, a analýzy ukázaly opět velkou variabilitu mezi jednotlivými jedinci. Všichni byli úspěšní na jednoduché neviditelné přemístění, ale pouze jeden gibbon zvládl i kontrolní testy. Jejich dosahované stadium autoři označili jako 6a, neboť nezvládají postupná neviditelná přemíst'ování. Fedor et al. (2008) tvrdí, že gibboni zvládají mentálně rekonstruovat dráhu skrytého objektu, ovšem tato schopnost v mentální reprezentaci u nich není zřejmě dostatečně robustní.

2.3.3.4 Ekologické faktory související se schopností object permanence

Jedním z cílů této práce je pokusit se zrekonstruovat, které ekologické faktory by mohly hrát roli v souvislosti s fylogenezí object permanence u primátů. Jak bylo již v kapitole 2.3.3 zmíněno, na základě studií dělaných na primátech se kognitivní schopnost pro object permanence pohybuje v rozmezí stadia 3 až stadia 6. Jde tedy de facto o rozpětí zahrnující jedince, kteří nemají představu o skrytých objektech až po ty, kteří dokážou mentálně rekonstruovat dráhu takovýchto objektů. Primáti jako skupina zaujímají různorodá prostředí a stejně tak různorodé jsou i jejich životní strategie, které vyžadují více či méně vyvinuté kognitivní schopnosti potřebné pro řešení specifických situací vycházejících z jejich ekologických nároků. Na základě našich dosavadních poznatků o ekologických specifikách jednotlivých skupin již někteří autoři predikovali, které faktory v evoluci mohly tlačit primáty až ke schopnosti mentální reprezentace. Jedním z těchto faktorů může být způsob, jakým primáti vyhledávají potravu. Například Deppe et al. (2009) ve své práci na lemurech uvádějí, že stadium 5b je pro ně v přírodě dostačující, protože jejich potrava jako ovoce nebo listy je stacionární, nemusí tedy např. předpokládat pohyb kořisti, která se schovala do vegetace, ani nemusí v mysli dlouho nést představu o dané potravě, protože, jak si autoři dále v experimentech všimli, lemuři při krátkém prodlení rychle zapomínali, že jsou za zástěnami skryté rozinky. Ačkoliv bychom mohli předpokládat, že způsob získávání potravy u insektivorních druhů bude také vyžadovat vyšší schopnost OP, zdá se, že tomu vždy tak být nemusí, viz kapitola 2.3.3.1. Hledání potravy u těchto hmyzožravých druhů je pravděpodobně založeno i na jiných předpokladech, než je mentální reprezentace, např. olfaktorická orientace

(Jolly, 1964), asociativní učení či chování, které zvyšuje pravděpodobnost setkání s takovou potravou (Etienne, 1984). Některé druhy primátů ovšem vyhledávají takovou potravu, při které je potřeba extrahovat jedlou část ze skořápek či jiných tvrdých obalů nebo si vytvořit nástroje k získání ukryté potravy, což vyžaduje určitou představu o skrytých objektech (Gibson ex. Dunbar, 1995; Tomasello, Call, 1997). Extrakce potravy může být tedy jedním z faktorů, který vyžaduje schopnost object permanence.

Aby mohli živočichové přežít, musí být často schopni predikovat pohyb objektu, například predátora nebo naopak kořisti. Pokud tento objekt zmizí z dohledu, je pro zvíře výhodné jednak si zachovat představu o daném objektu v mysli a případně predikovat jeho následující výskyt (Hauser, 2001; Mallavarapu, 2009). Nejen sledování kořisti nebo predátora, ale u sociálních zvířat jako jsou primáti, je důležité také sledování ostatních členů skupiny. V tomto sociálním kontextu je schopnost object permanence pro primáty velmi důležitá (Mallavarapu, 2009; Tomasello, Call, 1997). To, že některé organismy rozumí fenoménu object permanence je spjata i s dalšími kognitivními schopnosti, které s tímto fenoménem úzce souvisí a podílejí se na jeho vytváření, jako například s porozuměním prostorovým vztahům (Tomasello, Call, 1997) nebo s lepšími paměťovými schopnostmi, aby si zvířata dokázala déle uchovat představu o daném objektu. Pokud vezmeme v úvahu, že organismy s celkově vyššími kognitivními schopnostmi a komplexním sociálním uspořádáním mají větší relativní velikost mozku, než bychom předpokládali ve vztahu k jejich tělesné hmotnosti (Clutton-Brock, 1980; Butler, 2008), můžeme předpokládat, že primáti s relativně větším mozkem budou mít vyvinutější schopnost object permanence, což je další z hypotéz, které se pokusíme fylogeneticky testovat. Naše predikce tedy je, že primáti, kteří mají složitou sociální organizaci, extrahují ukrytou potravu a primáti s větším relativním mozkem, dosahují vyššího stadia object permanence.

3. Rekonstrukce ancestrálního stavu object permanence a testování hypotézy o závislosti s vybranými ekologickými faktory

V této části jsme nejprve provedli fylogenetickou rekonstrukci ancestrálních stavů znaků pro object permanence a vybrané ekologické faktory (viz kapitola 2.3.3.4), které by se schopností OP mohly souviset: typ sociální organizace, extraktivní získávání potravy a relativní velikost mozku vypočítaná metodou residuálů od logaritmičky vyjádřené korelace

velikosti těla a velikosti mozku. Tabulka s hodnotami těchto faktorů a použité literární zdroje jsou součástí přílohy (Tabulka 1). Typ potravy (frugivorie, insektivorie, folivorie) jako faktor jsme se v souvislosti s fylogenezí object permanence testovat nerozhodli, za prvé z důvodu velké variability uvnitř rodů, pro které bychom nemohli udělat „průměr“, za druhé v mnoha případech jsou primáti omnivorní nebo nepreferují striktně pouze určitý typ potravy (např. Rosenberger, 1992).

Dále jsme testovali hypotézy, zda fylogeneze některého z vybraných ekologických faktorů koreluje s fylogenezí stadií OP u jednotlivých rodů (stadium 4, schopnost reprezentovat existenci skrytého předmětu; stadium 5, nalezení předmětu, který byl několikrát přemístěn na různá místa; stadium 6, mentální reprezentace dráhy předmětu přemísťujícího se neviditelně) a výsledky jsme interpretovali v diskusi. V těchto analýzách jsme pracovali s rody, neboť v pracích, kde bylo testováno na OP více druhů v rámci jednoho rodu, byly výsledky stejné (např. druhy *Macaca mulatta*, *M. fuscata*, *M. fascicularis*; Schino et al, 1990; de Blois, Novak, 1994) a pro potřeby fylogenetických analýz nebyl dostatek ekologických dat o každém jednotlivém druhu.

3.1 Metodika

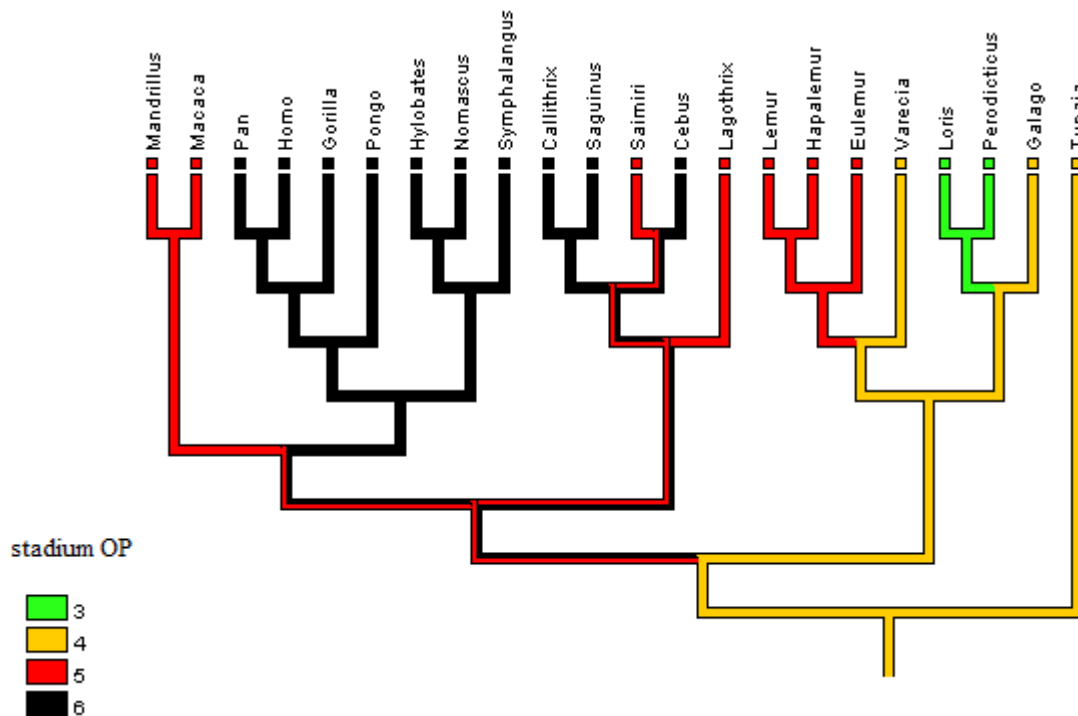
3.1.1 Testování hypotéz

Pro vymapování stadií object permanence a jednotlivých faktorů u primátů jsme použili data o fylogenetických vztazích převzatá z recentní molekulární fylogeneze primátů od Perelman et al. (2011). Fylogenetické stromy jsme vytvořili v programu Mesquite 2.74 (Maddison, 2011). Ancestrální stavy znaků jsme rekonstruovali metodou maximální parsimonie (MP). Plný fylogenetický strom, se kterým jsme následně pracovali také v korelačních analýzách, sestává z 61 popsaných rodů primátů, pro které existují spolehlivé literární údaje o jednotlivých ekologických faktorech. Jako outgroup jsme si zvolili nejpříbuznější taxon, u kterého současně známe stadium object permanence, tedy rod *Tupaia* z řádu Scandentia, viz obr. 12. Jelikož pro některé rody vyšla fylogenetická rekonstrukce znaku OP tak, že u nich může být pravděpodobné 5., ale i 6. stadium (obr. 12) testovali jsme 2 různé hypotézy ancestrálního stavu tohoto znaku. 1. hypotéza: tyto rody dosahují stadia 5; 2. hypotéza: bereme v úvahu, že dosahují stadia 6. Tyto dvě interpretace jsme testovali zvlášť s každým z faktorů.

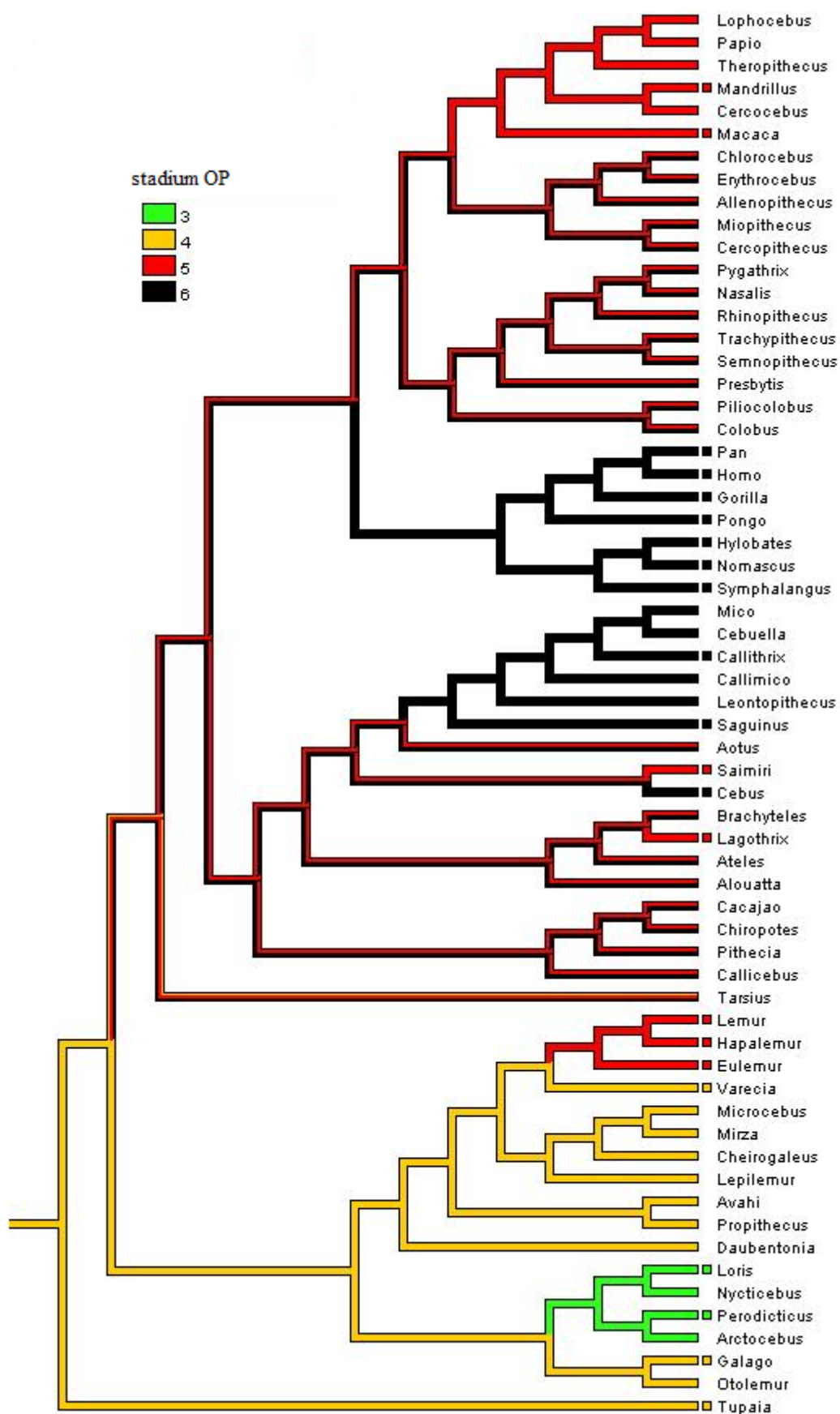
Závislost object permanence na vybraných faktorech jsme testovali pomocí korelační metody (Pagel, 1994) v programu Mesquite 2.74, která používá pravděpodobnost k testování nezávislosti vývoje dvou binárních znaků (Maddison, 2011). Předpokladem statistické signifikance bylo provedení alespoň 1000 simulací, p-hodnota $<0,05$ a difference (DF) mezi 4-8 (Maddison, 2011). Jednotlivé proměnné jsme zakódovali vždy tak, aby nabývaly dvou hodnot, jak to vyžadují parametry Pagelovy korelační analýzy (Pagel, 1994).

1. Stadium OP – do stadia 4, od stadia 5
2. Stadium OP – do stadia 5, od stadia 6
3. Extrakce potravy – extrahující, neextrahující
4. Sociální organizace – multi-male (MM) + fission-fusion skupiny (FF), ostatní (solitérní, shlukující se do kin-clusters, spící společně, single-male, multi-female skupiny)
5. Residuály od logaritmičky vyjádřené korelace velikosti těla a velikosti mozku – pozitivní, negativní (viz kapitola 3.1.2)

Výsledky, které jsme získali z analýz (korelace ekologického faktoru s určitým stadiem OP) na celém fylogenetickém stromě (dosahovaná stadia OP u neotestovaných jedinců byla odhadem maximální parsimonie) jsme dále srovnali s výsledky analýz na redukovaném stromě, sestávajícím z 22 otestovaných rodů (obr. 11), u kterých máme spolehlivé údaje o object permanence. Pro analyzování dat na plném i redukovaném stromě jsme se rozhodli z důvodu, že v prvním případě máme dostatečně spolehlivé ekologické údaje a pouze odhady OP, ve druhém případě máme spolehlivé údaje o OP, avšak velmi redukovaný počet druhů, a tudíž i redukovanou diverzitu skutečné diverzity ekologických faktorů u primátů.



obr.11 Redukovaný fylogenetický strom pouze s rody, u kterých máme údaje o nejvyšším dosaženém stadiu OP. Rekonstrukce metodou MP. Stadium 4, tedy vnímání existence skrytých objektů je zřejmě výchozí pro všechny primáty, až na výjimky (*Loris*, *Perodicticus*), což může být způsobené metodikou (Jolly, 1964) či ztrátou této schopnosti. Vyvinuté stadium 5 u některých lemurů by mohlo souviset s jejich socialitou (Tomasello, Call, 1997). Distribuce stadií 5 a 6 je zejména u skupin vyšších primátů, samotné stadium 6 pak není podle mnohých studií omezeno pouze na lidoopy, ale mohlo se vyvinout v různých ekologických kontextech také u některých opic, jako je jsou rody *Cebus*, *Callithrix* nebo *Saguinus*.



obr. 12 Fylogenetický strom odhadující ancestrální stav znaku OP u primátů metodou maximální parsimonie. Stejně jako u redukovaného stromu vychází, že všichni primáti mají pravděpodobně stadium 4, v některých

případech se možná jedná o druhotnou ztrátu vzhledem k ekologii těchto druhů. Distribuce 5. a 6. stadia není zcela jasná. Kromě lidoopů máme doklady o tom, že některé z novosvětských opic zvládají 6. stadium (viz kapitola 2.3.3). Výsledek této rekonstrukce odhaduje dvě možnosti, a to, že je to znak společný pro většinu vyšších primátů, anebo v druhém případě, který se zdá být pravděpodobnější a podporovanější (např. Call, 2000), jde o znak, který se plně vyvinul pouze v určitých liniích primátů v souvislosti s jejich ekologickými potřebami (viz kapitola 2.3.3.4).

3.1.2 Výpočet relativní velikosti mozku (residuálů)

Inteligenci u zvířat není možné přesně kvantifikovat. Vztah zvětšování mozku s velikostí těla je alometrický a nemůžeme tedy porovnávat absolutní naměřené velikosti mozku. Srovnávání relativní velikosti mozku s korekcí na velikost těla na druhou stranu znevýhodňuje větší živočichy (Clutton-Brock, Harvey, 1980). Nicméně existuje mnoho pokusů o to vyjádřit neurální substrát pro inteligenci číslem. Jedná se hlavně o tzv. encefalizační indexy nebo residuály, které vyjadřují určitý vztah mezi naměřenou a očekávanou velikostí mozku, vzhledem k velikosti těla (např. Clutton-Brock, Harvey, 1980; Jerison 1973 ex. Deaner et al. 2007; Stephan et al. 1988 ex. Deaner et al. 2007).

Jelikož korelační analýza Pagel (1994) vyžaduje binární proměnnou, potřebovali jsme zde inteligenci určitým způsobem kvantifikovat a následně rozdělit do dvou skupin podle dosažených hodnot. Zvolili jsme si metodu residuálů, které jsme vypočítali na základě údajů o hmotnostech těla a mozku od 108 druhů (reference viz Tabulka 1 a použitá literatura). Vypočítané residuály vyjadřují rozdíl skutečné velikosti mozku od velikosti očekávané pro danou váhu, tedy jak je mozek větší, než by vzhledem k tělesné velikosti měl být (Deaner et al. 2007). Různí autoři předpokládali pro vypočítání tohoto indexu různé parametry a a b , které aplikovali na obecnou rovnici (Clutton-Brock, Harvey, 1980):

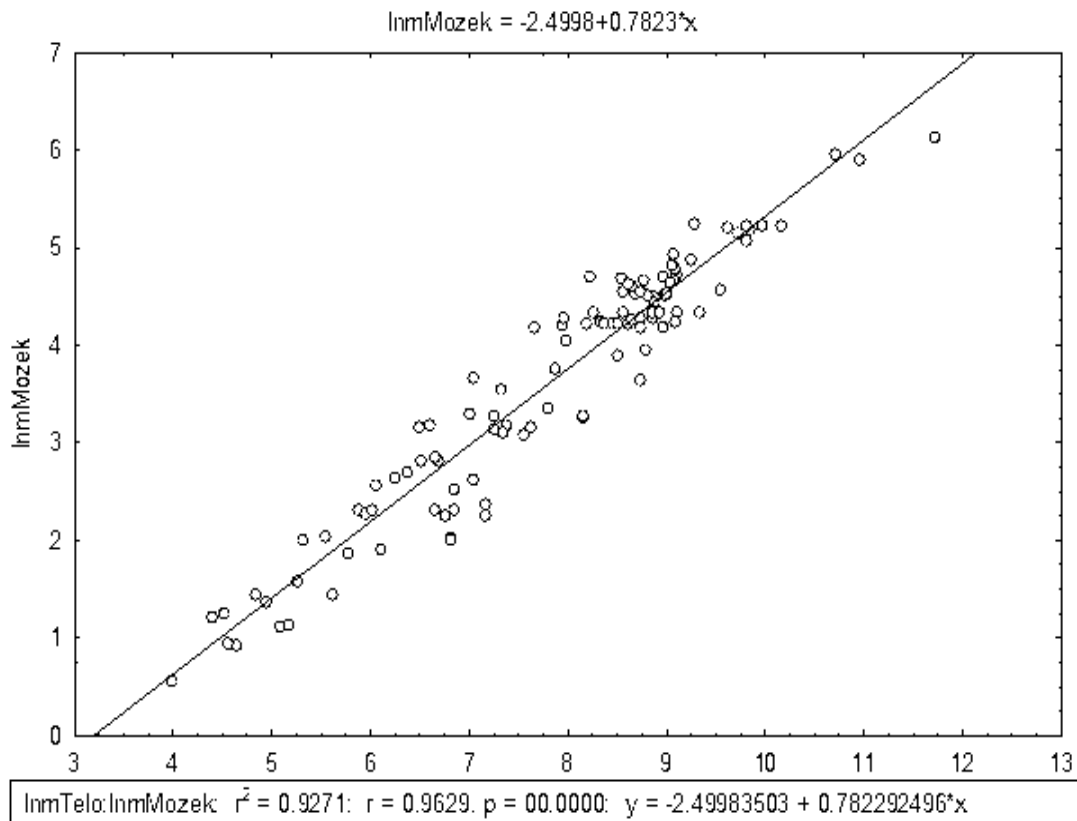
$$E. index = \log(\text{hmotnost mozku}) - (a + b * \log(\text{hmotnost těla}))$$

Parametry a a b jsou v našem případě odhady vypočtené z klasické OLS regrese („ordinary least squares regression“) logaritmu hmotnosti mozku a logaritmu hmotnosti těla (obr. 13). Naše rovnice predikované velikosti mozku tedy vypadá takto:

$$y = -2,4998 + 0,7823 * x$$

Po dosazení těchto parametrů do výše zmíněné obecné rovnice jsme vypočítali hodnoty residuálů a udělali průměr pro daný rod. Při fylogenetické rekonstrukci, opět

metodou MP, byly stavy znaků pro jednotlivé rody vyjádřeny jako intervaly hodnot residuálů (obr. 14). Pro potřeby Pagelovy analýzy (1994) jsme zakódovali proměnnou do dvou skupin – residuály pozitivní a negativní.



obr. 13 Graf OLS regrese logaritmu hmotnosti mozku a logaritmu hmotnosti těla. Parametr b udává sklon přímky.

3.2 Výsledky

3.2.1 Relativní velikost mozku

Testovali jsme nulovou hypotézu, že dosahování 5. a 6. stadia OP není závislé na relativní velikosti mozku. Použili jsme údaje od 59 rodů, rody *Theropithecus*, *Mico* a *Chiropotes* jsme do statistiky nezahrnuli z důvodu chybějících dat. Na základě hodnoty $p > 0,05$ a $DF < 4$ přijímáme nulovou hypotézu, tedy že object permanence je znak nezávislý na encefalizačním indexu primátů. Nezávislost byla prokázána také u druhé interpretace na celém stromě (kdy jsme odhadli stupeň OP ve fylogenetické rekonstrukci pro nejednoznačné rody jako stadium 6, viz kapitola 3.1.1), a taktéž na redukovaném stromě

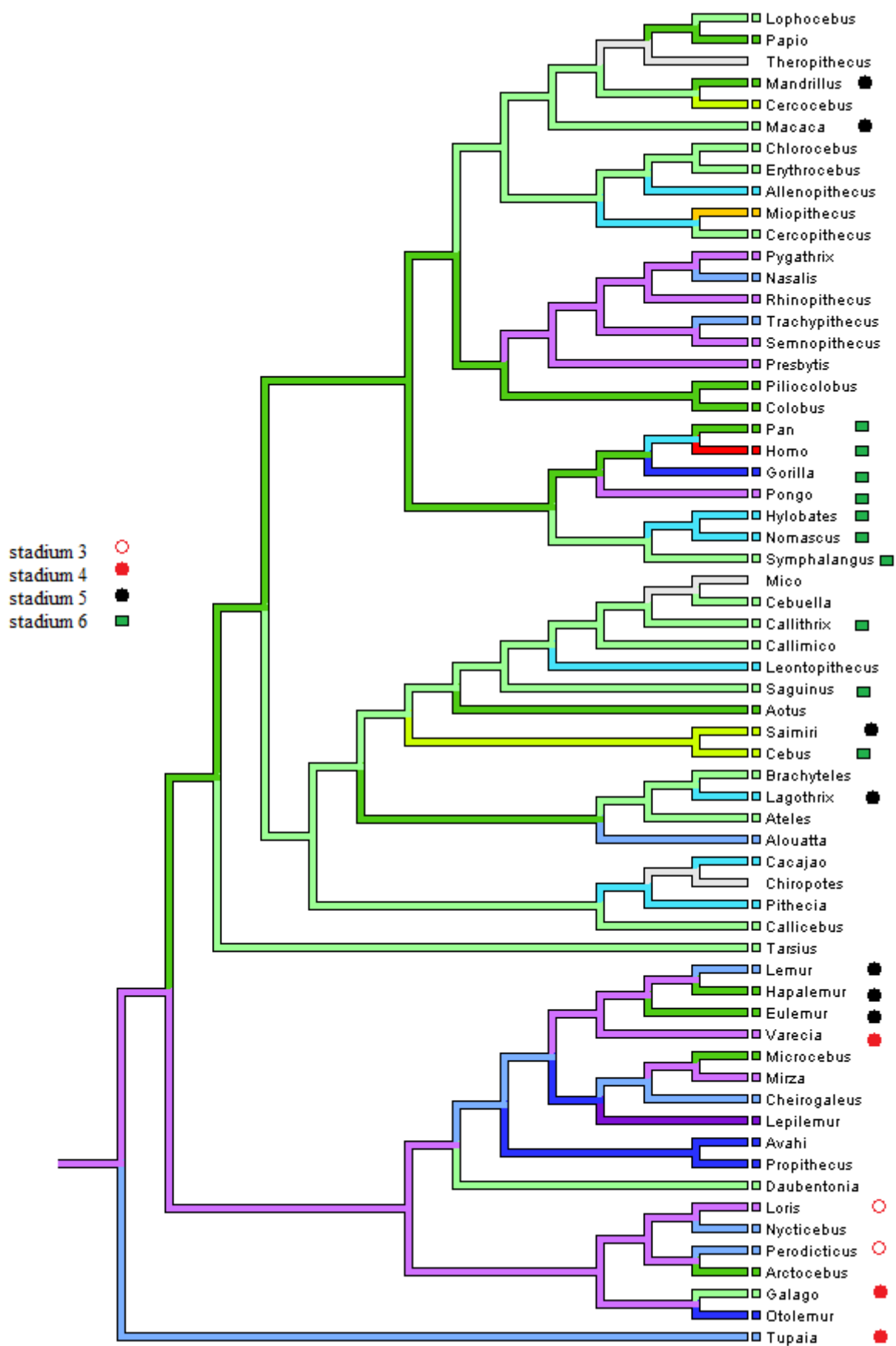
($p > 0,05$; $DF < 4$). Větší či menší velikost mozku od vztahu log velikosti těla/mozku se tedy zřejmě vyvíjela nezávisle s vývojem kognitivní schopnosti OP do stadia 5 i 6.

3.2.2 Extraktivní získávání potravy





Testovali jsme hypotézu, zda extrakce potravy souvisí se stadiem 6 object permanence (primáti extrahující potravu viz Tabulka 1 v příloze). Korelaci mezi 6. stadiem object permanence a schopností extrahovat ukrytou potravu jsme zjišťovali pomocí Pagelovy korelační analýzy (1994). Nejdříve jsme analýzu provedli na celém fylogenetickém stromě. Nejprve jsme brali v úvahu hypotézu, že rody, pro které vyšla rekonstrukce nejistě (obr. 12) dosahují stadia 5, p -hodnota sice vyšla průkazně ($p < 0,05$) avšak difference ($DF = 3,17$) byla příliš nízká. Ve druhém případě, kdy jsme uvažovali, že tyto rody dosahují stadia 6, byly výsledky analýzy následující: $p = 0,011$; $DF = 4,84$ z 1000 provedených simulací. V tomto případě můžeme zamítnout nulovou hypotézu, že vývoj stadia 6 nesouvisí s extraktivním získáváním potravy. Analýza u stromu redukovaného na 22 otestovaných rodů vyšla slabě ($p = 0,075$; $DF = 3,06$).








3.2.3 Sociální organizace

Jako poslední jsme testovali hypotézu, zda vývoj vyšších stadií (stadium 5 a 6) object permanence souvisí s komplexní sociální organizací, konkrétně s multi-male skupinami s více samci a fission-fusion přeskupujícími se přechodnými skupinami s jedním nebo více samci. Analyzovali jsme data od 60 taxonů a rody *Allenopithecus* a *Mico* jsme do analýzy nezahrnuli z důvodu chybějících dat. Na základě vyhodnocení 1000 simulací v Pagelově korelační analýze jsme získali p -hodnotu ($p = 0,023$; difference $DF = 4,771$) hovořící ve prospěch alternativní hypotézy, tedy že rody s multi-male nebo fission-fusion uspořádáním dosahují vyšších stadií OP (stadium 5 a 6). Výsledky na redukovaném stromě však nevyšly signifikantně: $p = 0,09$; $DF = 2,77$.



obr. 14 Fylogenetický strom primátů znázorňující distribuci jednotlivých intervalů hodnot residuálů.

Intervaly jsou následující:  -0,82 až -0,638;  -0,637 až -0,456;  -0,455 až -0,274;  -0,273 až -0,093;

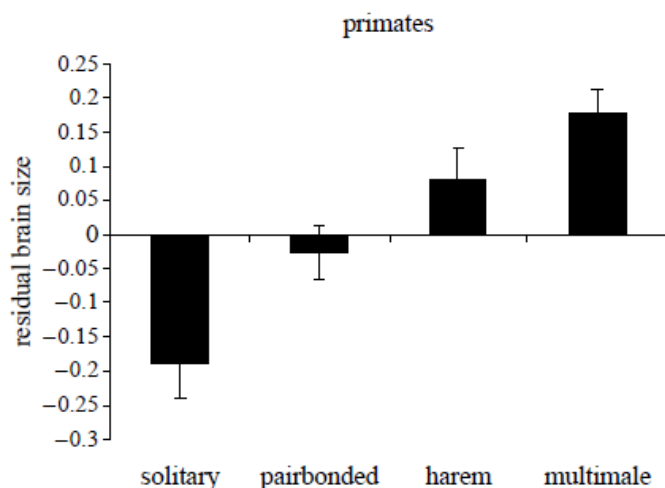
 -0,092 až 0,089;  0,090 až 0,271;  0,272 až 0,452;  0,453 až 0,634;  0,635 až 0,816;  0,817 až 0,998;  0,999 až 1,18. Nízké hodnoty residuálů se vyskytují zejména u skupin poloopic, naopak nejvyšších hodnot dosahují kromě člověka některé novosvětové opice. U lidoopů, jako jsou gorily nebo orangutani jsou residuály nízké, ale jedná se pravděpodobně o artefakt, neboť jsou to druhy velké, často foliovní, kteří se v důsledku vysoké hmotnosti zdají mít relativně malý mozek (viz diskuse, kapitola 3.3).

3.3 Diskuse

Z fylogenetické rekonstrukce ancestrálního stavu znaku object permanence (obr. 12) vyplývá, že ancestrálním stavem pro všechny primáty je pravděpodobně stadium 4, tedy schopnost vnímat existenci objektu, který byl zakryt. U některých poloopic, jako je například lori štíhlý (*Loris tardigradus*) nebo poto velký (*Perodicticus potto*), kteří na základě experimentu nezvládli objevit skrytý objekt (Jolly, 1964) je možná druhotná ztráta této schopnosti nebo problém v metodice experimentu (Tomasello, Call, 1997). První možnost by mohla vyplývat z ekologie těchto poloopic. Ačkoliv jsou zástupci těchto poloopic často insektivorní (Clutton-Brock, Harvey, 1977), nemusí to znamenat, že dokážou objevit hmyz, který se jim ukryl na základě reprezentace ukryté potravy, nýbrž pomocí smyslů. Jak uvádí Nekaris (2005), jsou to primáti, kteří se při hledání potravy řídí zejména vizuálně a čichově. Nezvládnutí object permanence by mohlo odpovídat i jejich pomalému metabolismu, podle něhož nesou také přívlastek „slow-lorises“ (Wiens et al. 2006), což by mohlo být problémem, proč neuspěli v experimentu na rozdíl od ostatních poloopic (Jolly, 1964). Vyšší nároky na kognici znamenají i vyšší nároky na rychlost metabolismu zvířete (McNab, Eisenberg, 1989). Vyšší stadia OP (stadium 5 a 6) se vyskytují zejména u opic a lidoopů. Předpokládá se, že všichni vyšší primáti mají stadium 4 a patrně i stadium 5 (Tomasello, Call, 1997). Někteří autoři (Natale et al., 1986; de Blois, Novak, 1994; Gabel et al., 2009) se přiklánějí k teorii, že stadium 6 se vyvinulo pouze u lidoopů, zatímco horní limit opic je stadium 5. Mnoho pokusů s novosvětovými opicemi však naznačuje, že schopnost mentální reprezentace se vyvinula i v některých těchto liniích a není tedy pouze výsadou lidoopů (Mendes, Huber, 2004; Hauser et al. 2001). Fylogenetická rekonstrukce, kterou jsme provedli na základě dat od 22 testovaných rodů, ukazuje, že stadium 6 by mohlo být rozšířeno mezi většinou vyšších primátů (obr. 12), anebo se vyvinulo u některých linií nezávisle,

např. v souvislosti s jejich ekologickými specifiky, jako extrakce potravy, či vysoká predace a tedy potřeba sledovat pohyb predátora (Hauser, 2001). V případě první interpretace, tedy, že 6. stadium není omezeno pouze na lidoopy, je možné, že neúspěch opic při testech je důsledkem toho, že pro opice bývá v pokusu problémem blízký kontakt s experimentátorem (Mendes, Huber, 2004; de Blois, Novak, 1998) a autoři také navrhují, že by měl experiment více odpovídat ekologii daných živočichů. Zajisté je potřeba získat data o object permanence od více rodů, aby fylogenetická rekonstrukce ancestrálního stavu byla přesnější, avšak na základě četných experimentů je pravděpodobné, že zvládnutí stadia 6, a tedy schopnost mentální reprezentace nemůžeme jednoznačně dichotomicky oddělit tak, že opice jí nemají, zatímco lidoopi ano (Call, 2000).

Výsledky, které jsme získali v korelačních analýzách, ukazují, že object permanence pravděpodobně je znakem, který se vyvíjel v závislosti na různých faktorech, zejména faktorech spjatých s ekologií živočichů. Pro tuto hypotézu hovoří zejména výsledky závislosti OP na socialitě u primátů. Na základě fylogenetické rekonstrukce jsme prokázali, že stupeň object permanence by mohl souviset s komplexitou sociální organizace u primátů. Korelace těchto znaků nebyla prokázána na redukovaném stromě, ale může jít o artefakt příliš malého souboru. Podle hypotézy „social brain“ (Dunbar, 1998) je právě složitost sociálního uspořádání primátů jedním z hlavních důvodů, proč mají větší mozky a vyšší kognitivní kapacity než většina ostatních savců s podobnou ekologií. Život ve skupině a potřeba řešit problémy v sociálním kontextu klade větší nároky na kognitivní schopnosti (Schultz, Dunbar, 2007). V kontextu s object permanence je pro zvířata, kteří žijí ve skupinách, důležité reprezentovat pohyb a přítomnost ostatních členů skupiny, některé situace mohou vyžadovat i schopnost předvídat pohyb členů, kteří zmizeli z dohledu (Tomasello, Call, 1997; Albiach-Serrano et al., 2010). Druhy žijící ve větších skupinách, především v multi-male skupinách nebo harémech mají podle Schultz & Dunbar (2007) větší relativní velikost mozku (obr. 15). Při srovnání s naší fylogenetickou rekonstrukcí (obr. 12) můžeme pozorovat, že živočichové spíše solitérní nebo žijící v kin-clusterech, jako v tomto případě rody *Tupaia*, *Galago*, *Loris*, *Perodicticus*, dosahují nižšího stadia object permanence než primáti žijící ve velkých organizovaných skupinách většinou s více samci nebo skupiny dynamické, jako je uspořádání fission-fusion (Clutton-Brock, Harvey, 1977; Clutton-Brock, 1980; Kawamichi, 1982; MacLean et al., 2009).



obr. 15 Primáti žijící ve skupinách s více samci nebo harémově mají větší relativní velikost mozku; převzato od Schultz & Dunbar (2007)

Dále na základě statistických výsledků fylogenetické korelační analýzy testující souvislost s extrahováním potravy vyplývá, že primáti specializovaní na extrahování ukryté potravy by mohli dosahovat vyššího stadia object permanence. Tato teorie je i hojně podporována v literatuře (Tomasello, Call, 1997; Mallavarapu, 2009). Někteří autoři předpokládají, že k extrahování potravy, jako například otevírání skořápek, vybírání hmyzu za pomoci nástrojů nebo převrácení kamenů, pod které zalezl hmyz, je potřeba reprezentace skrytého objektu (Tomasello, Call, 1997). Pokud se podíváme na druhy, které potravu takto extrahují, ať už ve volné přírodě nebo v zajetí, jsou to většinou primáti, kteří dosahují 5. nebo dokonce 6. stadia object permanence (např. *Cebus*, *Macaca*, *Pan*, *Pongo*). Na druhou stranu je pravděpodobné, že extraktivní získávání potravy nebude hlavním důvodem k vývoji schopnosti mentální reprezentace, neboť např. podle Gibson (1986 ex. Dunbar 1995) jsou gibboni a tamaríni neextrahujícími primáty, ačkoliv dosahují minimálně stadia 5, někteří pravděpodobně i stadia 6 (Fedor et al., 2008; Neiworth et al., 2003). Jak tvrdí Tomasello & Call (1997), vyšší stadia object permanence se podle nich vyvinula zejména v sociálním kontextu a také u primátů, kteří jsou více pod predací a potřebují registrovat pohyb predátora.

Ačkoliv schopnost object permanence je více vyvinutá u zvířat s vyššími kognitivními schopnostmi, tedy u zvířat „inteligentnějších“, nenašli jsme závislost mezi relativní velikostí mozku a dosahovaným stadiem OP. Problém je však zřejmě metodologického charakteru (Deaner et al., 2007). Tento výsledek naznačuje, že encefalizační indexy nemůžou spolehlivě hodnotit kognitivní schopnosti živočichů, neboť hmotnost těla je výsledkem mnohých

faktorů, jako např. potravní návyky nebo vyvinutá muskulatura u folivorních goril. Podle Deaner et al. (2007) je další problém v korekci na velikost těla to, že patrně není žádný systematický vztah mezi kognitivními schopnostmi a velikostí těla. Vypočtené residuály v naší analýze znevýhodňují zejména větší živočichy (gorily, orangutany i šimpanze), a naopak malí primáti se jeví jako ti s relativně velkým mozkiem vzhledem k hmotnosti těla, viz obr. 14 (Clutton-Brock, Harvey, 1980). Na základě přehledu o object permanence můžeme však pozorovat, že lidoopi, či některé novosvětské opice, které se vyznačují celkově vyššími kognitivními kapacitami, než ostatní druhy, dosahují při testování object permanence lepších výsledků. Vysoké kognitivní kapacity dokládají i další kognitivní úlohy, které dokážou tito primáti úspěšně řešit, jako např. mentální rotace objektů, používání nástrojů, vyhledávání nejkratších cest atd. (Call, 2000; Emery, 2004).

4. Závěr

Object permanence je schopnost, která je pro přežití zvířat velmi důležitá, a to v různých situacích, ať už se jedná o hledání či získávání potravy, sledování predátora, kořisti nebo členů sociální skupiny (Tomasello, Call, 1997; Hauser, 2001; Jaakola et al., 2009). Většina nižších živočichů si ve svém každodenním životě bez schopnosti jakou je object permanence vystačí (Etienne, 1984) ovšem u některých zvířat jako jsou primáti, ale i další savci a ptáci je schopnost reprezentovat existenci a pohyb skrytých objektů v souvislosti s jejich životními strategiemi nezbytná. V kognitivním vývoji schopnosti object permanence došli nejdále primáti. Především lidoopi, ale také některé novosvětské opice mají vyvinuté konečné 6. stadium, které představuje mentální reprezentaci neviditelně přemístěvaných předmětů, a které se u člověka objevuje kolem druhého roku života (Tomasello, Call, 1997). Podobné schopnosti byly pozorovány i několika čeledi ptáků, zejména food-storujících krkavcovitých a papoušků (Pepperberg, Funk, 1990; Salwiczek et al., 2009). Ačkoliv mají tyto skupiny zvířat plně vyvinutou schopnost OP, existuje velká variabilita mezi jednotlivými čeleděmi, ale i mezi rody, jak je tomu například u primátů. Tato schopnost je mezi zvířaty vyvinuta na různých úrovních, pravděpodobně v závislosti na jejich ekologických potřebách souvisejících s fenoménem object permanence.

5. Použitá literatura

Aguiar, A., Baillargeon, R. (2002): Developments in young infants' reasoning about occluded objects. *Cognitive Psychology*, 45(2), 267-336.

Albiach-Serrano A., Call J., Barth J. (2010): Great Apes Track Hidden Objects After Changes in the Objects' Position and in Subject's Orientation. *American Journal of Primatology*, 72:349-359.

Anthony, R. (1938): Essai de recherche d'une expression anatomique approximative du degré d'organisation cérébrale, autre que le poids de l'encéphale comparé au poids du corps. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* 9:17-67.

Baillargeon R., Spelke E. S., Wasserman S. (1985). Object permanence in five-month-old infants. *Cognition*, 20, 191-208.

Baillargeon, R., Graber, M. (1987). Where is the rabbit? 5,5month-old infants' representation of the height of a hidden object. *Cognitive Development*, 2, 375-392.

Baillargeon, R. (1987). Object permanence in 3 1/2- and 4 1/2- month-old infants. *Developmental Psychology*, 23(5), 655-664.

Barnett A. A., Brandon-Jones D. (1997): The Ecology, Biogeography and Conservation of the Uakaris, Cacajao (Pitheciinae). *The Biology and Conservation of New World Pimates*, 68:3-5.

Bauchot R., Stephan H. (1966): Donnees nouvelles sur l'encephalization des insectivores et des Prosimiens. *Mammalia* 30: 160-196.

Bauchot R., Stephan H. (1969): Encephalisation et niveau evolutif chez les simiens. *Mammalia*, 33: 225-275.

Bower T. G. R. (1967): The development of object-permanence: Some studies of existence constancy. *Perception and psychophysics*, 2(9).

Bronson, R. T. (1981): Brain weight-body weight relationships in 12 species of nonhuman primates. *American journal of physical anthropology* 56:77-81.

Bugnyar T., Stöwe M., Heinrich B.(2007): The ontogeny of caching in ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 74:757-767.

Butler A. B. (2008): Evolution of brains, cognition, and consciousness. *Brain Research Bulletin*, 75:442-449.

Call, J. (2000): Representing space and objects in monkeys and apes. *Cognitive Science*, 24(3), 397-422.

Call J. (2001): Object permanence in Orangutans (*Pongo pygmaeus*), Chimpanzees (*Pan troglodytes*), and Children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 115(2):159-171.

Clutton-Brock T. H., Harvey P. H. (1977): Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183:1-39.

Clutton-Brock T. H., Harvey P. H. (1980): Primates, brain and ecology. *Journal of Zoology*, 190:309-323.

Collier-Baker, E., Davis, J. M., Suddendorf, T. (2004). Do dogs (*Canis familiaris*) understand invisible displacement? *Journal of Comparative Psychology*, 118(4), 421-433.

Collier-Baker E., Davis J. M., Nielsen M, et al. (2006): Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) understand single invisible displacement? *Animal cognition*, 9(1):55-61.

- Crile G. M. D., Quiring D. P. (1940): A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3690 animals. *The Ohio Journal of Science* 5: 219-259.
- Deaner R. O., Isler K., Burkart J., van Schaik C. (2007): Overall Brain Size, and Not Encephalization Quotient, Best Predicts Cognitive Ability Gross Non-Human Primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 70:115-124.
- de Blois S. T., Novak M. A. (1994): Object Permanence in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 108(4):318-327.
- de Blois S. T., Novak M. (1998): Object permanence in Orangutans (*Pongo pygmaeus*) and Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *Journal of Comparative Psychology*, 112(2):137-152.
- Deppe A. M., Wright P. C., Szelistowski W. A. (2009): Object permanence in lemurs. *Animal cognition*, 12(2): 381-388.
- Diamond A. (1990): The development and neural bases of higher cognitive fiction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 608.
- Doré F. Y., Dumas C. (1987): Psychology of Animal Cognition: Piagetian Studies. *Psychological Bulletin*, 102(2):219-233.
- Dubois, E. (1897): Sur le rapport du poids de l'encephale avec le grandeur du corps chez les mammiferes. *Bull Soc Anthropol Paris* 8, 337-376.
- Dumas C., & Doré, F. Y. (1989): Cognitive development in kittens (*Felis catus*): A cross-sectional study of object permanence. *Journal of Comparative Psychology*, 103,191-200.
- Dumas C., Wilkie, D. W. (1995): Object permanence in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Journal of Comparative Psychology*, 2, 142-150.
- Dunbar R. I. M. (1995): Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *Journal of Human Evolution*, 28:287-296.
- Dunbar R. I. M. (1998): The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 6(5):178-190.
- Emery N. J., Clayton N. S. (2004): The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes. *Science*, 306.
- Etienne A. S. (1973): Searching behavior towards a disappearing prey in domestic chick as affected by preliminary experience. *Animal Behaviour*, 21:749-761.
- Etienne A. S. (1984)*: The meaning of object permanence at different zoological levels. *Human Development*, 27:5-6.
- Funk M. S. (1996): Development of object permanence in the New Zealand parakeet (*Cyanoramphus auriceps*). *Animal learning and behavior*, 24 (4): 375-383.
- Gabel, A., Lucass C., Zimmer S. M., Bietz, Ch., Schwenke M., Wanker R. (2009): Cognitive understanding of object permanence in mandrills (*Mandrillus sphinx, L.*). *Open Biology Journal*, 2: 137-140.
- Gagnon S., Doré F. Y. (1992): Search behavior in various breeds of adult dogs (*Canis familiaris*) - object permanence and olfactory cues. *Journal of Comparative Psychology*, 106(1):58-68.
- Gagnon S., Doré F. Y. (1994): Cross-Sectional Study of Object Permanence in Domestic Puppies (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 108(3):220-232.

- Granrud, C (1993): *Visual perception and cognition in infancy*. Hillsdale, N. J.: L. Erlbaum, 355 s.
- Gursky S. (2000): Sociality in the Spectral Tarsier, *Tarsius spectrum*. *American Journal of Primatology* 51:89–101.
- Hackett S. J., Kimball R. T., Reddy S., Bowie R. C. K., Braun E. L., Braun M. J., Chojnowski J. L., Cox W. A., Han K. L., Harschman J., Huddleston C. J., Marks B. D., Miglia K. J., Moore W. S., Sheldon F. H., Steadman D. W., Witt C. C. a Yuri T. (2008): A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History. *Science*, 320: 1763-1768.
- Hall-Harol C., Scott P. J., Tracy A. P., Jayme A. V., Lynne K. (2008): Development of Object Concepts in Macaque Monkeys. *Developmental Psychobiology*, 50(3): 278–287.
- Harris P. L. (1975): Development of search and object permanence during infancy. *Psychological Bulletin*, 82(3):332-344
- Hauser M. D. (2001): Searching for food in the wild: a nonhuman primate's expectations about invisible displacement. *Developmental science*, 4(1): 84-93.
- Herculano-Houzel, S., Collins, C. E., Wong, P., Kaas, J. K. (2007): Cellular scaling rules for primate brains. *PNAS* 104(9):3562-3567.
- Hoffmann A., Rüttler V, Nieder A. (2011): Ontogeny of object permanence and object tracking in the carrion crow, *Corvus corone*. *Animal behaviour*, 82(2): 359-367.
- Hrdlička, A. (1905): Brain weight in vertebrates. *Smithsonian miscellaneous collections* 48:89-112.
- Jaakkola K., Guarino E., Rodriguez M., Erb L., Trone M. (2010): What do dolphins (*Tursiops truncatus*) understand about hidden objects? *Animal Cognition*, 13:103-120.
- Jaeggi A. V., Dunkel L. P., Van Noordwijk M. A., Wich S. A., Sura A. A. L., van Schaik C. P. (2010): Social Learning of Diet and Foraging Skills by Wild Immature Bornean Orangutans: Implications for Culture. *American Journal of Primatology*, 72:62-71.
- Jolly A. (1964): Prosimians' manipulation of simple object problems. *Animal Behaviour*, 12(4):560-570.
- Kamil, A. C., Balda, R. P. (1985): Cache recovery and spatial memory in clark nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *Journal of experimental psychology-animal behavior processes*, 11(1):95-111.
- Kappeler P. M., van Schaik C. P. (2002): Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology*, 23(4).
- Kaufman J. A., Ahrens E. T., Laidlaw D. H., Zhang S. and Allman J. M. (2005): Anatomical Analysis of an Aye-Aye Brain (*Daubentonia madagascariensis*, Primates: Prosimii)
- Kawamichi T., Kawamichi M. (1982): Social system and Independence of offspring in Tree Shrews. *Primates*, 23(2):189-205.
- Krachun C., Plowright C. M. S. (2007): When pigeons in motion lose sight of their food: behaviour on visible displacement tasks revisited. *Canadian Journal of Zoology*, 85(5):644.
- MacLean E. L., Barrickman N. L., Johnson E. M., Wall C. E. (2009): Sociality, ecology, and relative brain size in lemurs. *Journal of Human Evolution*, 55:471-478.
- Maddison, W. P. and D. R. Maddison (2011). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 2.75.

- Mallavarapu S. (2009): Object permanence in orangutans, gorillas, and black-and-white ruffed lemurs. In Partial Fulfillment Of the Requirements for the Degree Doctor of Philosophy in Psychology. Georgia Institute of Technology.
- Marino L. (1998): A Comparison of Encephalization between Odontocete Cetaceans and Anthropoid Primates. *Brain Behav Evol* 1998; 51:230–238.
- Mathieu, M., Bouchard, M. A., Granger, L., Herscovitch, J. (1976)*: Piagetian object permanence in *Cebus capucinus*, *Lagothrica flavicauda*, and *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 24, 585-588.
- McNab B. K. and Eisenberg J. F. (1989): Brain Size and Its Relation to the Rate of Metabolism in Mammals. *Am. Nat.* 133:157-167.
- Natale F., Antinucci D., Spinozzi G., Poti P. (1986): Stage 6 object concept in nonhuman primates cognition: a comparison between gorilla and Japanese macaque. *Journal of Comparative Psychology*, 100: 335-339.
- Nekaris K. A. I. (2005): Foraging behaviour of the slender loris (*Loris lydekkerianus lydekkerianus*): implications for theories of primate origins. *Journal of Human Evolution*, 49: 289-300.
- Pagel, M. (1994)*: Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. London B* 255: 37-45.
- Pepperberg I. M., Funk M. S. (1990): Object permanence in four species of psittacine birds: An African Grey parrot (*Psittacus erithacus*), an Illiger mini macaw (*Ara maracana*), a parakeet (*Melopsittacus undulatus*), and a cockatiel (*Nymphicus hollandicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 3(1):63-75.
- Pepperberg I. M., Willner M. R. (1997). Development of Piagetian Object Permanence in a Grey Parrot (*Psittacus erithacus*). *Journal of Comparative Psychology*, 111(1):63-75.
- Pérez-Barbería F. J., Shultz S., Dunbar R. I. M., 2007: Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals. *Evolution* 61: 2811-2821.
- Piaget, J. (1952). *The origins of intelligence in children*. (M. Cook, Trans.). New York: International University Press.
- Piaget, J. (1954). *The construction of reality in the child*. (M. Cook, Trans.). New York: Basic Books. (Original work published 1937).
- Pollok B., Prior H., Gunturkun O. (2000): Development of object permanence in food-storing magpies (*Pica pica*). *Journal of comparative psychology*, 114(2): 148-157.
- Porter L. M. (2001): Social Organization, Reproduction and Rearing Strategies of *Callimico goeldii*: New Clues from the Wild. *Folia Primatologica*, 72:69-79.
- Rosenberger A. L. (1992): Evolution of Feeding Niches in New World Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 88:525-562.
- Rowe N. (1996). *The pictorial guide to the living primates*. East Hampton, N. Y.: Pogonias Press, 263 s.
- Russon A. E. (1996): Reaching Into Thought: The Minds Of The Great Apes. Cambridge University Press, 464 s.
- Sacher G. A. and Staffeldt E. F., (1974): Relation of Gestation Time to Brain Weight for Placental Mammals: Implications for the Theory of Vertebrate Growth. *Am Nat* 108: 593-615

- Salwiczek L. H., Emery N. J., Schlinger B., et al. (2009): The Development of Caching and Object Permanence in Western Scrub-Jays (*Aphelocoma californica*): Which Emerges First? *Journal of comparative psychology*, 123(3): 295-303.
- Sherry, D. F. (1989). Food storing in Paridae. *Wilson Bulletin*, 101(2):289-304.
- Shultz S., Dunbar R. I. M. (2007): The evolution of the social brain: anthropoid primates contrast with other vertebrates. *Proceedings of the royal society B-biological science*, 274(1624):2429-2436.
- Silva S. S. B., Ferrari S. F.(2009): Behavior patterns of Southern Bearded Sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of Eastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 71(1):1-7.
- Snyder, D. R., Birchette, L. M., Achenbach, T. M. (1978)*: A comparison of developmentally progressive intellectual skills between *Hylobates lar*, *Cebus apella*, and *Macaco mulatto*. *Recent advances in primatology*, 1:945-947.
- Stephan H., Frahm H. and Baron G., 1981: New and revisited data on volumes of brain structures in Insectivores and Primates. *Folia Primatologica* 35: 1 - 29.
- Stephan, H., Baron, G., Frahm, H. D. (1998) Comparative size of brains and brain components. In: *Comparative primate biology* (eds: Steklis, H. D., Erwin, J.), vol. 4
- Štorchová Z., Landová E., Frynta D. (2010): Why some tits store food and others do not: evaluation of ecological factors. *Journal of Ethology*, 28:207-219.
- Thompson C. L., Norcong M. A. (2011): Within-group social bonds in white-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia*) display male-female pair preference. *American Journal of Primatology*, 73(10):1051-1061.
- Tomasello, M., & Call, J. (1997). *Primate cognition*. New York: Oxford University Press.
- Triana, E., & Pasnak, R. (1981). Object permanence in cats and dogs. *Animal Learning and Behavior*, 9, 135-139.
- Užgiris, I. Č., Hunt J. M. (1975). *Assessment in infancy: ordinal scales of psychological development*. Urbana: University of Illinois Press, 263 s.
- van Schaik C. P. (1999): The socioecology of fission-fusion sociality in orangutans. *Primates*, 40(1):69-86.
- Wiens F., Zitzmann A. (2003): Social structure of the solitary slow loris *Nycticebus coucang* (Lorisidae). *Journal of Zoology*, 261:35-46.
- Wiens F., Zitzmann A., Hussein N. A. (2006): Fast food for slow lorises: Is low metabolism related to secondary compounds in high-energy plant diet? *Journal of Mammalogy*, 87(4): 790-798.
- Wise K. L., Wise L. A., Zimmermann R. R. (1974): Piagetian Object Permanence in the Infant Rhesus Monkey. *Developmental Psychology*, 10(3):429-437.
- Yamagiwa J., Kahekwa J., Basabose A. K. (2009): Infanticide and social flexibility in the genus *Gorilla*. *Primates*, 50:293-303.
- Zhang P. Watanabe K., Li B., Tan C. L. (2005): Social organization of Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains, Central China. *Primates*, 47:374-382.
- Zucca P., Milos N., Vallortigara G. (2007). Piagetian object permanence and its development in Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Animal Cognition*, 10:243-258.

6. Přílohy

Tabulka 1 Sociální organizace, extrahování potravy a residuály u primátů použité v korelačních analýzách

Rod	Stadium OP*	Extrakce potravy ^a	Sociální organizace	Encefalizační index (residuály)
<i>Lophocebus</i>	5	Ne	MM ³	0.091562
<i>Papio</i>	5	Ano	MM ³	-0.005486
<i>Theropithecus</i>	5	Ne	SM ⁷	-
<i>Mandrillus</i>	5 ^m	Ne	MM ⁸	-0,023356
<i>Cercocebus</i>	5	Ne	MM ⁷	0.531257
<i>Macaca</i>	5 ^{n, o}	Ano	MM ^{3, 7}	0.137634
<i>Chlorocebus</i>	5(6)	Ne	MM ⁸	0.258996
<i>Erythrocebus</i>	5(6)	Ne	SM ⁷	0.191597
<i>Allenopithecus</i>	5(6)	Ne	-	0.300709
<i>Miopithecus</i>	5(6)	Ne	MM ⁷	0.670955
<i>Cercopithecus</i>	5(6)	Ne	SM ^{7,8}	0.100629
<i>Pygathrix</i>	5(6)	Ne	MM ⁸	-0.136489
<i>Nasalis</i>	5(6)	Ne	MM ⁷	-0.398504
<i>Rhinopithecus</i>	5(6)	Ne	SM ¹⁵	-0.222
<i>Trachypithecus</i>	5(6)	Ne	SM ⁷	-0.326016
<i>Semnopithecus</i>	5(6)	Ne	MM ⁸	-0.105052
<i>Presbytis</i>	5(6)	Ne	SM ⁷	-0.166916
<i>Ptilocolobus</i>	5(6)	Ne	MM ⁷	-0.069612
<i>Colobus</i>	5(6)	Ne	MM ^{7,8}	-0.071881
<i>Pan</i>	6 ^a	Ano	MM ^{7,8}	0.081263
<i>Homo</i>	6	Ano	MM	0.997789
<i>Gorilla</i>	6 ^b	Ano	MM ¹⁴	-0.534057
<i>Pongo</i>	6 ^c	Ano ^{a, b}	FF ¹	-0.167655
<i>Hylobates</i>	6 ^d	Ne	MG ^{3,7}	0.308743
<i>Nomascus</i>	6 ^d	Ne	MG ⁸	0.37
<i>Symphalangus</i>	6 ^d	Ne	MG ^{3,7}	0.13743
<i>Mico</i>	5(6)	Ne	-	-
<i>Cebuella</i>	5(6)	Ne	MG ⁸	0.167052
<i>Callithrix</i>	6 ^e	Ano	MM ³	0.25904
<i>Callimico</i>	5(6)	Ne	MM ¹⁶	0.10622
<i>Leontopithecus</i>	5(6)	Ne	MG ⁷	0.333355
<i>Saguinus</i>	6 ^f	Ne	MM ⁸	0.184279
<i>Aotus</i>	5(6)	Ne	MG ⁷	0.086673
<i>Saimiri</i>	5 ^g	Ano	MM ^{3, 7}	0.548122
<i>Cebus</i>	6 ^h	Ano	MM ^{3, 7}	0.582923
<i>Brachyteles</i>	5(6)	Ne	MM ⁸	0.12979
<i>Lagothrix</i>	5 ⁱ	Ano	MM ⁷	0.360943
<i>Ateles</i>	5(6)	Ne	MM ⁷	0.239834
<i>Alouatta</i>	5(6)	Ne	MM ⁷	-0.336532
<i>Cacajao</i>	5(6)	Ne	MM ¹³	0.4522
<i>Chiropotes</i>	5(6)	Ne	FF ¹⁷	-

Tabulka 1. Pokračování

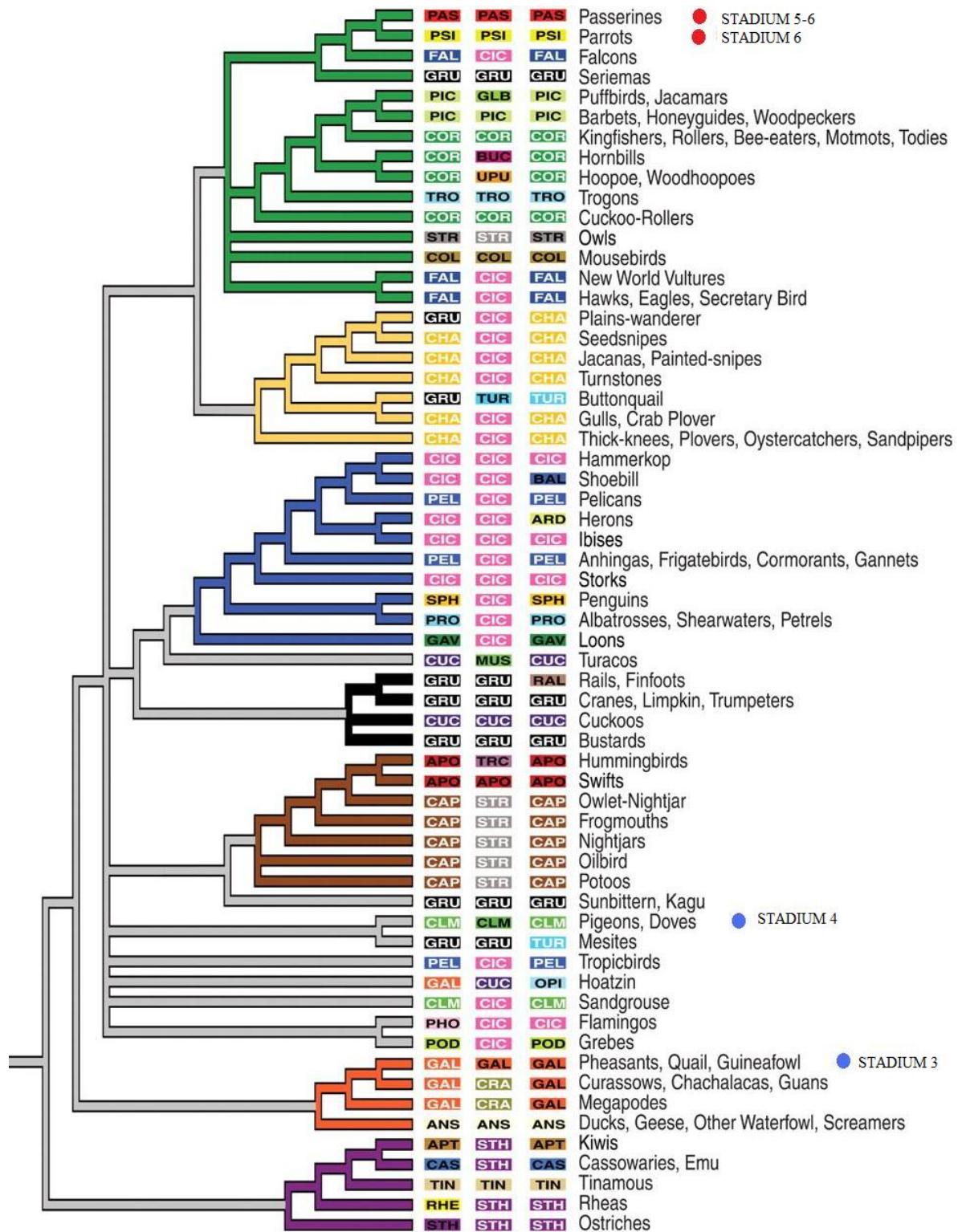
<i>Pithecia</i>	5(6)	Ne	MG ²¹	0.319196
<i>Callicebus</i>	5(6)	Ne	MG ⁷	0.204921
<i>Tarsius</i>	5(6)	Ne	S ¹⁸	0.106537
<i>Lemur</i>	5 ^j	Ne	MM ⁷	-0.315855
<i>Hapalemur</i>	5 ^j	Ne	SM ⁸	0.046
<i>Eulemur</i>	5 ^j	Ne	MM ^{3, 7}	-0.08822
<i>Varecia</i>	4 ^k	Ne	MM ⁸	-0.245465
<i>Microcebus</i>	4	Ne	S ^{2,18}	-0.066832
<i>Mirza</i>	4	Ne	S ²	-0.201
<i>Cheirogaleus</i>	4	Ne	SM ²	-0.394435
<i>Lepilemur</i>	4	Ne	S ²	-0.819744
<i>Avahi</i>	4	Ne	MG ²	-0.62577
<i>Propithecus</i>	4	Ne	MM ^{2, 7}	-0.606295
<i>Daubentonia</i>	4	Ano	S ²	0.105232
<i>Loris</i>	3 ^l	Ne	S ²	-0.138088
<i>Nycticebus</i>	3	Ne	S ¹⁹	-0.318442
<i>Perodicticus</i>	3 ^l	Ne	S ⁸	-0.3851
<i>Arctocebus</i>	3	Ne	S ⁸	-0.0415
<i>Galago</i>	4 ^l	Ne	SM ⁸	0.117992
<i>Otolemur</i>	4	Ne	S ⁸	-0.471648
<i>Tupaia</i>	4 ^l	Ne	SM ²⁰	-0.279545

*stadia OP bez indexu jsou odhadnutá na základě rekonstrukce ancestrálního stavu znaku metodou maximální parsimonie v programu Mesquite 2.74; v závorce je druhá interpretace této rekonstrukce (viz obr. 12); literární zdroje o object permanence: ^(a)Call 2001; ^(b)Natale et al. 1986; ^(c)de Blois, Novak 1998; ^(d)Fedor et al. 2008; ^(e)Mendes, Huber 2004; ^(f)Neiworth et al. 2003; ^(g)de Blois, Novak, 1998; ^(h)Schino et al. 1990; ⁽ⁱ⁾Mathieu et al. 1976; ^(j)Deppe et al. 2009; ^(k)Mallavarapu 2009; ^(l)Jolly 1964; ^(m)Gabel et al. 2009; ⁽ⁿ⁾Natale et al. 1986; ^(o)de Blois, Novak, 1994

Extrakce potravy; literární zdroje: ^(a)Gibson 1986 ex Dunbar 1995; ^(b)Jaeggi et al. 2010

Sociální organizace: pokud se v rámci rodu vyskytovali různé typy sociální organizace, použili jsme převládající či komplexnější uspořádání; S, druhy solitérní, solitérně získávající potravu, případně kin-clustery a skupiny, které společně pouze spí; SM, single-male, multi-female skupiny; MG, monogamní; MM, multi-male skupiny; FF, fission-fusion, skupiny různé kompozice a velikosti, přechodně se vytvářející; literární zdroje o sociálním uspořádání primátů: ⁽¹⁰⁾van Schaik 1999; ⁽¹³⁾Barnett, Brandon-Jones 1997; ⁽¹⁴⁾Yamagiwa et al. 2009; ⁽¹⁵⁾Zhang et al. 2005; ⁽¹⁶⁾Porter 2001; ⁽¹⁷⁾Silva, Ferrari 2009; ⁽¹⁸⁾Gursky 2000; ⁽¹⁹⁾Wiens, Zitzmann 2003; ⁽²⁰⁾Kawamichi, Kawamichi 1982; ⁽²¹⁾Thompson, Norcong 2011

Encefalizační index (residuály): hodnoty jsou vypočtenými průměry pro daný rod (viz metodika); data o hmotnostech těla a mozku jsme získali zpracované od Mgr. Olgy Šimkové z následujících literárních zdrojů: Dubois 1897; Hrdlička 1905; Hrdlička 1925; Anthony, 1938; Crile, Quiring 1940; Bauchot, Stephan 1966; Bauchot, Stephan 1969; Sacher, Staffeldt 1974; Bronson 1981; Stephan et al. 1981; McNab, Eisenberg 1989; Marino 1998; Stephan et al. 1998; Kaufman et al. 2005; Herculano-Houzel et al. 2007; Pérez-Barbería et al. 2007



Obr. 16 Fylogenetický strom ptáků podle Hackett et al. (2008). Červené a fialové kroužky označují řády, ve kterých byla testována schopnost objekt permanence a jakého stadia dosahují.